Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Entwurf einer Systematik der Ceratitiden des Muschelkalkes

von

Prof. **C. Diener.**

(Vorgelegt in der Sitzung am 12. Oktober 1905.)

Fassung, Umfang und Begrenzung der *Ceratitoidea* im Sinne von E. v. Mojsisovics haben im Laufe der letzten fünf Jahre erhebliche Umwandlungen erfahren. Nachdem durch mich und Philippi gewichtige Gründe für die Annahme geltend gemacht worden waren, daß *Ceratites* von *Meekoceras* ähnlichen Formen abzuleiten sei, hat E. v. Mojsisovics selbst im Jahre 1902, den nahen Beziehungen zwischen beiden Gattungen Rechnung tragend, die umfangreiche Familie der *Meekoceratidae* aus der Sektion der *Ammonea leiostraca* ausgeschieden und sie an die *Ceratitoidea* angeschlossen.[1] Die Gattung *Ceratites*, der hervorstechendste Typus der *Trachyostraca brevidoma*, hat durch E. Philippi im Jahre 1901 eine vorzügliche monographische Bearbeitung gefunden.[2] Das außerordentlich reiche Material an Cephalopoden des Muschelkalkes aus dem Himalaya, das innerhalb des letzten Jahrzehnts Hayden und A. v. Krafft in Spiti und Kumaon, La Touche in Johar, Smith in Byans gesammelt haben und dessen Beschreibung von mir in dem zweiten Teile des fünften Bandes der »Himálayan Fossils« (Palaeontologia Indica, ser. XV) soeben veröffentlicht wird, vermehrt unsere Kenntnis des Genus *Ceratites* in unerwartetem Maße, lehrt uns mehrere gesonderte

[1] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Abhandl. k. k. geol. Reichsanst., VI/$_1$, Supplement p. 322.

[2] E. Philippi, Die Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes. Paläont. Abhandl. von Dames und Koken, VIII, Heft 4.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Linien innerhalb dieser polyphyletischen Gattung erkennen und wirft vielfach neues Licht auf die Beziehungen zu anderen Vertretern der *Ceratitoidea*. Es erschien mir daher wünschenswert, einige Ergebnisse meiner Studien an den Muschelkalkcephalopoden des Himalaya, soweit sie sich auf die Systematik der *Ceratitoidea* beziehen, an diesem Orte in zusammenfassender Weise zur Darstellung zu bringen und einige Gesichtspunkte darzulegen, nach denen eine Neugruppierung des Materials auf phylogenetischer Grundlage versucht werden könnte. Daß ich eine solche Neugruppierung nicht selbst durchgeführt habe, ist in der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis der untertriadischen Ammonitenfaunen Ostindiens begründet. Die einförmige Ammonitenfauna der unteren Trias der Ostalpen, die kürzlich von E. Kittl[1] eine monographische Bearbeitung erfahren hat, steht an Reichhaltigkeit hinter den gleichalterigen Faunen der indischen Triasprovinz so außerordentlich zurück, daß sie bei der Erörterung stammesgeschichtlicher Fragen fast außer Betracht bleiben kann. Gegen Waagen's Arbeit über die Ammoniten der Ceratitenschichten der Salt Range hat sich von verschiedenen Seiten ein so entschiedener Widerspruch erhoben, daß eine Berufung auf diese Arbeit kaum als einwandfrei betrachtet werden könnte. Von den untertriadischen Cephalopodenfaunen des Himalaya ist nur jene der tiefsten Zone des *Otoceras Woodwardi* genauer bekannt. Das reiche Material aus den jüngeren Zonen (*Prionolobus*-Schichten, *Hedenstroemia*-Schichten, *Stephanites*-Schichten nach Noetling[2]) ist zwar von A. v. Krafft untersucht worden, der jedoch leider an der Fertigstellung des Manuskriptes durch seinen frühzeitigen Tod verhindert wurde. Da das hinterlassene Manuskript A. v. Krafft's wohl kaum in absehbarer Zeit und keinesfalls in der ursprünglichen Form publiziert werden dürfte, so bleibt nichts übrig, als ein Urteil über die Beziehungen der Ceratitiden des Muschelkalkes zu solchen der unteren Trias in

[1] E. Kittl, Die Cephalopoden der oberen Werfener Schichten von Muć in Dalmatien. Abhandl. k. k. geol. Reichsanst., XX, Heft 1.

[2] F. Noetling, Die asiatische Trias, in F. Frech, Lethaea mesozoica, 1. Bd., 2. Lfg., p. 157.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

den meisten Fällen bis zu der Neubearbeitung der Faunen der Ceratitenschichten und des Himalaya zu reservieren.

Diese empfindliche Lücke in unserer Kenntnis der untertriadischen Ammonitenfauna ist es auch, die mich veranlaßt, von einer Einteilung der *Ceratitoidea* in die drei von E. v. Mojsisovics vorgeschlagenen Familien der *Meekoceratidae*, *Dinaritidae* und *Tirolitidae* abzusehen.[1]

Die wichtigste und formenreichste Ammonitengattung des Muschelkalkes[2] ist unstreitig *Ceratites*. Von Haan ursprünglich für alle Ammoniten mit ceratitischer Sutur *(septis angulatis vel ligulatis)* aufgestellt, später auf Beyrich's Gruppe der *Nodosi* beschränkt, ist sie bis zum Jahre 1895 von verschiedenen Autoren durch die Aufnahme neuer Gruppen so erheblich erweitert und umgestaltet worden, daß ihr Umfang über die sonst bei mesozoischen Gattungen übliche Fassung erheblich hinausgeht. E. Philippi hat in seiner wertvollen Monographie der Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes zuerst den Versuch gemacht, das Genus *Ceratites* in der ursprünglichen Fassung der *Nodosi* durch Beyrich wiederherzustellen. In der Fassung, die E. v. Mojsisovics, Waagen und ich allmählich dem Genus *Ceratites* durch Hinzufügung exotischer Formengruppen gegeben haben, ist dasselbe polyphyletisch geworden. Um den Anforderungen einer strengen Systematik, die nur monophyletische Genera zuläßt, gerecht zu werden, müssen nach der Meinung Philippi's aus dem Genus *Ceratites* die folgenden Gruppen ausgeschieden werden: *Ceratites nudi* E. v. Mojsisovics (*Apleuroceras* Hyatt), *C. obsoleti* (*Danubites* Mojs.), *C. subrobusti* Mojs. (*Keyserlingites* Hyatt, *Robustites* Phil.), die Gruppe des *C. polaris* (*Arctoceras* Hyatt), alle

[1] Es ist lediglich von formaler Bedeutung, ob man mit E. v. Mojsisovics diesen Abteilungen den Rang von Familien und den *Ceratitoidea* eine übergeordnete Stellung zuerkennen oder die *Meekoceratinae, Dinaritinae* und *Tirolitinae* nur als Unterfamilien, die *Ceratitidae* als Familie auffassen will. Die letztere Auffassung, der ich mich anschließe, stimmt mit der für die Ammoniten des Jura- und Kreidesystems üblichen Gruppierung besser überein.

[2] Die Bezeichnung »Muschelkalk« ist in dieser Arbeit stets im engeren Sinne gebraucht, also mit Ausschluß der ladinischen Stufe.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ceratiten der Salt Range und wahrscheinlich auch die indische Gruppe der *Ceratites circumplicati.*

Fast zu gleicher Zeit hat auch A. Hyatt in seiner Revision des Abschnittes »Cephalopoda« für die englische Ausgabe von Zittel's »Grundzüge der Paläontologie« (London 1900) den sehr weiten Umfang der Gattung *Ceratites* durch die Ausscheidung einer Anzahl von Formengruppen als besondere Gattungen oder Untergattungen zu restringieren versucht. So werden von ihm die neuen Genera, beziehungsweise Subgenera: *Apleuroceras, Keyserlingites, Paraceratites, Arctoceras* u. s. w. in Vorschlag gebracht. Leider beschränkt sich Hyatt's Klassifikationsversuch ausschließlich auf die Einführung derartiger neuer Namen, ohne daß eine Diagnose der vorgeschlagenen Genera gegeben oder deren verwandtschaftliche Beziehung zu anderen Gattungen erörtert würde. Die Brauchbarkeit der nur den Schein einer Gründlichkeit vorspiegelnden Arbeit Hyatt's erscheint dadurch in sehr erheblicher Weise eingeschränkt.

Bevor ich in die Diskussion des Gegenstandes selbst eintrete, möchte ich mir einige einleitende Bemerkungen über das bei der Fassung des Gattungsbegriffes *Ceratites* in Anwendung zu bringende Prinzip gestatten. Ich weiß sehr wohl, daß es als eine grundsätzliche Forderung der Systematik in der Paläontologie betrachtet wird, daß die einzelnen Gattungen streng monophyletisch seien und nur aus einer Wurzel entspringen. Philippi glaubt ohne Zweifel sich im vollen Einklange mit dieser Forderung zu befinden, wenn er aus dem Genus *Ceratites* alle jene Formengruppen ausschließt, deren Abstammung ihm von jener der *Nodosi* Beyrich's verschieden zu sein scheint. Die Vorfahren der *Nodosi* sucht er in Übereinstimmung mit mir unter den Meekoceraten, in denen trachyostrake und leiostrake Zweige der triadischen Ammonitenstämme zusammenlaufen. Da durch die Untersuchungen von E. v. Mojsisovics an einem sehr reichen und einwandfreien Material arktischer Ceratiten die engen phylogenetischen Beziehungen der *Ceratites subrobusti (Keyserlingites)* mit spiniplikaten Dinariten *(Olenekites)* sicher erwiesen sind, so liegen hier zwei aus verschiedenen Wurzeln entspringende Stämme

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vor, die demzufolge auch nicht in derselben Gattung vereinigt bleiben dürfen.

So bestechend dieses Prinzip auf den ersten Blick erscheint und so sehr es das theoretische Bedürfnis der Evolutionisten befriedigt, so große, ja fast unüberwindliche Schwierigkeiten stehen seiner praktischen Anwendung entgegen. Bei der Bearbeitung der Fauna des indischen Muschelkalkes glaube ich, ein reicheres Material an Ceratiten der mannigfaltigsten Formengruppen in den Händen gehabt zu haben als irgend ein anderer Paläontologe. Die Untersuchung dieses Materials aber hat zu der Entdeckung überraschender, bisher unbekannter Konvergenzerscheinungen bei triadischen Ceratiten geführt, die einer Aufteilung der Gattung *Ceratites* in monophyletische Elemente sehr ernste Hindernisse bereiten. Aus der Tatsache, daß zwei Formen mit ganz übereinstimmenden äußeren Windungen, wie *Ceratites Vyasa* und *C. Devasena*, eine ganz verschiedene Ontogenie besitzen, daß die typischen Merkmale von *Keyserlingites* bei indischen Ceratiten wiederkehren, deren innerste Umgänge von *Oleuekites* gänzlich verschieden sind, ergibt sich zunächst die praktische Konsequenz, daß zu der Aufstellung wirklich monophyletischer Formengruppen die volle Kenntnis der Ontogenie, mithin gerade der innersten, der Beobachtung so schwer zugänglichen Windungen erforderlich ist. Nun beliebe man einmal nachzusehen, in welcher verschwindend geringen Anzahl von Fällen dieser Forderung wirklich Genüge geleistet werden kann! Wie selten ist man in der Lage, von einem wertvollen Material eine hinreichende Zahl von Stücken zu opfern, um die Ontogenie mit Sicherheit festzustellen! Wie viele Gattungen gibt es, von deren inneren Umgängen gerade nur jene Teile bekannt sind, die innerhalb des Nabels sichtbar bleiben! Von allen Gattungen aus den Ceratitenschichten der Salt Range z. B. ist die ontogenetische Entwicklung überhaupt vollständig unbekannt, weil ihre inneren Umgänge sich niemals präparieren lassen. So sind es unüberwindliche Hindernisse, die in der Natur des fossilen Materials selbst liegen, an denen der Versuch, zu rein monophyletischen Elementen der Ceratitensystematik zu gelangen, vorläufig scheitert.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ohne die theoretische Richtigkeit der Forderung nach monophyletischen Gattungen verkennen zu wollen, kann ich eine auf solche Gattungen basierte Systematik von *Ceratites* gegenwärtig nur als ein pium desiderium betrachten. Ich habe es daher vorgezogen, die Gattung *Ceratites* in der alten Fassung als ein polyphyletisches Genus beizubehalten, in dem mehrere aus verschiedenen Wurzeln entspringende Stämme sich vereinigen, dessen Angehörige aber bei aller Mannigfaltigkeit in der Variationsrichtung doch durch gemeinsame Merkmale des Grundtypus einander morphologisch nahestehen. Wäre ich anders vorgegangen, so hätte ich theoretische Voraussetzungen an Stelle von Beobachtungstatsachen treten lassen müssen. Um innerhalb der großen Formenfülle eine bessere Übersicht zu ermöglichen, habe ich die durch gewisse gemeinsame Merkmale ausgezeichneten Formengruppen zu Untergattungen vereinigt, ohne jedoch den Schleier, der die phylogenetischen Beziehungen zwischen den einzelnen Untergattungen deckt, durch die Konstruktion von Stammbäumen lüften zu wollen. So weit das Material an Beobachtungen phylogenetische Schlußfolgerungen zuläßt, werden dieselben selbstverständlich die gebührende Erwähnung finden.

Bei der Fassung der Subgenera und bei der Vereinigung von Formen zu solchen habe ich auf die Gesamtheit der in die Augen fallenden Merkmale und nicht auf die Entwicklung eines einzelnen Merkmals Rücksicht genommen. Meine Klassifikation der Ceratiten unterscheidet sich daher sehr erheblich von jener der *Meekoceratidae* aus der Trias der Salt Range durch Waagen, die auf ein einziges, ziemlich untergeordnetes Merkmal, die Entwicklung der Auxiliarserie in der Suturlinie sich stützt.

Die wichtigste Abteilung innerhalb der Gattung *Ceratites* ist die Gruppe der *Nodosi*. Sie enthält *Ceratites nodosus*, das bekannte Leitfossil des oberen deutschen Muschelkalkes, und hat als eigentlicher Typus der Gattung zu gelten.

Beyrich, der die Gruppe der *Nodosi* zuerst aufgestellt hat, vereinigte in derselben sowohl germanische als alpine Vertreter des Genus *Ceratites*. »Den Namen der Nodosen« —

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

heißt es in seiner Diagnose[1] — »wähle ich für eine Gruppe, in welcher die Formenreihe des *Ammonites binodosus* mit jener des *Ammonites nodosus* zu verbinden ist. Es sind dies Ammoniten von scheibenförmiger Gestalt mit einem ungekielten Rücken, der sich bei entwickelter Skulptur stets von den Seiten auszeichnet und an dessen Rändern sich die Falten der Seiten zu Zähnen oder aufgerichteten Spitzen erheben. Die Falten sind in der Jugend und im mittleren Alter geteilt; eine Reihe von Knoten oder Spitzen auf der Mitte der Seite bezeichnet die Gegend, in welcher die Teilung oder die Vermehrung der Falten vor sich geht; eine dritte Reihe von Spitzen oder knotigen Anschwellungen kann am Rande des Nabels hinzutreten. ..... Die Teilung der Lobenlinie beschränkt sich als Regel auf die einfache Ausbildung einfacher Zähne im Grunde der Loben; jedoch können sich die Zähne an den Seiten der Sättel in die Höhe ziehen und noch in die Sättel einschneiden Aber nie erweitern sich die Zähne durch Ausbildung sekundärer Zähne zu gezähnten Fingern oder Ästen.«

Aus dieser Diagnose geht klar hervor, daß Beyrich die alpine Formengruppe des *Ceratites binodosus* von der germanischen des *C. nodosus* nicht trennen zu sollen glaubte, sondern beide in seiner Abteilung der *Nodosi* vereinigt hat. Ich selbst (1895), Waagen (1896) und Philippi, der überzeugende Beweise für die enge Zusammengehörigkeit beider Gruppen (binodose Jugendskulptur bei *C. nodosus*, übereinstimmende Lobenlinie) erbracht hat, haben die Ansicht Beyrich's akzeptiert. Die Einführung einer besonderen subgenerischen Bezeichnung für die Formenreihe des *C. binodosus* durch Hyatt *(Paraceratites)* erscheint daher nicht gerechtfertigt.

Der Gruppe der *C. nodosi* gehören alle Ceratiten des oberen deutschen Muschelkalkes und die weitaus überwiegende Mehrzahl der alpinen Ceratiten an. In der Salt Range scheint die Gruppe nur durch eine einzige Art, *Ceratites disculus* Waagen,[2]

[1] E. Beyrich, Über einige Cephalopoden aus dem Muschelkalk der Alpen und über verwandte Arten. Abhandl. kgl. Akad. der Wiss. Berlin, 1866, Nr. 2, p. 121.

[2] W. Waagen, Ceratite Formation. Palaeontologia Indica, ser. XIII, Salt Range Foss., Vol. II, p. 42, Pl. XI, Fig. 7.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

aus den obersten Bänken des oberen Ceratitenkalkes von Chidroo vertreten zu sein. Das einzige bisher bekannte Fragment dieser Art ist leider zu dürftig erhalten, um die Zugehörigkeit zur Formenreihe des *Ceratites binodosus* mit Sicherheit aussprechen zu lassen. Alle übrigen von Waagen hierher gestellten Arten aus der Trias der Salt Range sind, wie Philippi wohl mit Recht betont hat, ihrer systematischen Stellung nach überaus zweifelhafte Ammonitenreste.

Dagegen ist *Ceratites* s. s., beziehungsweise die Gruppe der *Nodosi* im Muschelkalk des Himalaya sehr gut repäsentiert, und zwar keineswegs nur, wie Philippi meint, durch *Ceratites himalayanus* Blanf., sondern durch mindestens elf Arten, unter denen *C. trinodosus* der mediterranen und indischen Triasprovinz gemeinsam ist. Die bezeichnendste indische Form der *Nodosi* ist *Ceratites Thuilleri* Oppel, der durch Übergangsformen mit *C. trinodosus* enge verbunden erscheint. Eine Art, *C. Kraffti*, besitzt eine auffallende äußere Ähnlichkeit mit *C. atavus* Phil. aus der Gruppe germanischer Nodosen des oberen Muschelkalkes. Da aber die inneren Windungen des indischen Ceratiten der Beobachtung nicht zugänglich sind, so muß die Frage, ob hier verwandtschaftliche Beziehung oder lediglich eine Konvergenzerscheinung vorliegt, unentschieden bleiben. Als eine Konvergenzerscheinung ist es jedenfalls zu bezeichnen, daß bei einigen indischen Ammoniten dieser Gruppe, wie *Ceratites truncus* Oppel oder *C. Devasena* Diener, auf der Wohnkammer wie bei *C. nodosus* die dichotomen Rippen in einfache, plumpe Rippen umgebildet werden und alle Knoten verschwinden. Daß die gleiche Skulpturänderung auch auf der Wohnkammer erwachsener Exemplare mancher Formen der *Ceratites circumplicati* sich einstellt, ist von mir an anderer Stelle ausführlicher auseinandergesetzt worden.

Eine kleine Gruppe von Ceratiten, die sich als eine wohl umschriebene Untergattung darstellen, wird von *Ceratites Erasmi* Mojsisovics[1] *C. aster* v. Hauer[2] und *C. tuberosus* v. Art-

[1] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz. Abhandl. k. k. Geol. Reichsanst., X, p. 43, Taf. XL, Fig. 13.

[2] F. v. Hauer, Denkschr. kais. Akad. der Wiss., LIX, p. 262, Taf. III, Fig. 3.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

haber[1] aus dem alpinen Muschelkalk gebildet. Die Skulptur dieser drei durch brachyphylle Zerschlitzung der Suturen ausgezeichneten Arten besteht ausschließlich aus kurzen spiniplikaten Rippen, die von kräftigen Nabelknoten ausstrahlen und gegen die Externseite allmählich erlöschen. Philippi (l. c. p. 87) hat wohl mit Rücksicht auf die brachyphylle Zerschlitzung der Sättel diese kleine Gruppe an *Beyrichites* angeschlossen. Die Skulptur von *Beyrichites* ist jedoch wesentlich verschieden. Das charakteristische Skulpturelement bei *Beyrichites* und den damit nahe verwandten, von Toula aus dem Muschelkalk von Ismid beschriebenen Untergattungen sind Sichelrippen, die auf der oberen Seitenhälfte stets stärker als auf der unteren ausgebildet sind. Wenn Knoten oder Dornen auftreten, so erscheinen sie stets auf der Seitenmitte, niemals in der Nähe des Nabelrandes. Die vollständige Abwesenheit einer Umbilikalskulptur ist ein so charakteristisches Merkmal von *Beyrichites*, daß die erwähnte kleine Gruppe von Ceratiten mit dieser Gattung unmöglich vereinigt werden kann. Ich habe demgemäß für die Gruppe des *Ceratites Erasmi* eine neue subgenerische Bezeichnung, *Philippites*, in Vorschlag gebracht.

Von *Philippites* ist meiner Ansicht nach trotz weitgehender Übereinstimmung in der Skulptur eine untertriadische Art getrennt zu halten, die E. v. Mojsisovics[2] als *Dinarites connectens* beschrieben hat, die aber bereits zwei deutliche Lateralloben besitzt, daher, strenge genommen, von *Dinarites* zu trennen wäre. Die Loben stehen auf einer sehr tiefen Stufe der Entwicklung, sind ganzrandig, schmal und durch breite Sättel, wie bei den typischen Dinariten getrennt. Es möchte mir am zweckmäßigsten erscheinen, diese Form mit *Apleuroceras* Hyatt — Typus *Ceratites Sturi* Mojs. — zu vereinigen.

Im Muschelkalk des Himalaya ist die Untergattung *Philippites* durch *Ceratites Jolinkanus* (Himálayan Foss., Vol. V, Pt. 2, Pl. IV, Fig. 6; Pl. V, Fig. 2) vertreten. Zwar haben die Suturen

[1] G. v. Arthaber, Beiträge zur Geol. u. Paläont. Österreich-Ungarns etc. X. Bd., p. 58, Taf. V, Fig. 6

[2] E. v. Mojsisovics, Die Cephalepoden der mediterranen Triasprovinz. L. c. p. 9, Tafel III, Fig. 10.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dieser Form das brachyphylle Entwicklungsstadium noch nicht erreicht, doch sind die Sättel ebenso wie bei *Ceratites aster* und *C. tuberosus* durch hohe, schlanke Gestalt ausgezeichnet. Wahrscheinlich gehört auch *Ceratites* sp. ind. aff. *Wetsoni* Diener (l. c. Vol. II, Pt. 2, p. 8, Pl. I, Fig. 3) dieser Untergattung an. Die erwähnte Art steht *Ceratites Erasmi* viel näher als *C. Wetsoni*, besitzt jedoch eine einfachere Suturlinie mit ganzrandigen Sätteln. *Ceratites Wetsoni* selbst ist von Oppel[1] auf ein sehr dürftiges Bruchstück eines flach scheibenförmigen Ammoniten begründet worden, in dessen Suturlinie die Anwesenheit eines sehr breiten zweiten Auxiliarlobus auffällt. Die systematische Stellung von *Ceratites Wetsoni*, ja selbst dessen Zugehörigkeit zur Gattung *Ceratites* überhaupt ist durchaus zweifelhaft.[2]

Eine mit der Abteilung der *Nodosi* nahe verwandte Formengruppe stellen die arktischen *Ceratites geminati*[3] dar. Sie unterscheiden sich von den *Nodosi* durch die Entwicklung echter Externkiele und von Parabelohren und verdienen, zu einer besonderen Untergattung erhoben zu werden. Da eine hierher gehörige amerikanische Form von Hyatt als *Gymnotoceras* beschrieben worden ist, so empfiehlt sich der letztere Name als subgenerische Bezeichnung.

Das Hauptverbreitungsgebiet des Subgenus *Gymnotoceras* ist der Muschelkalk der arktischen Triasprovinz. Aus dem schwarzen Daonellenkalk von Spitzbergen hat E. v. Mojsisovics nicht weniger als zehn Arten namhaft gemacht. In der nordamerikanischen Trias ist die Untergattung durch *G. Blakei* Gabb[4] und durch zwei weitere von Meek[5] beschriebene Arten repräsentiert, auf deren Selbständigkeit ebenfalls E. v. Mojsisovics zuerst aufmerksam gemacht hat. In der Trias des

---

[1] Oppel, l. c. p. 291, Taf. 86, Fig. 2.

[2] Der von Frech im ersten Bande der Lethaea mesozoica (2. Liefg. »Die asiatische Trias«) auf Taf. 16, Fig. 3, als *Ceratites Wetsoni* Oppel abgebildete Ceratit hat mit Oppel's Spezies nicht das geringste zu tun, wie ein Blick auf die Originalabbildung Oppel's sofort zeigt.

[3] E. v. Mojsisovics, Arktische Triasfaunen. Mémoires Acad. Impér. des sciences de St. Pétersbourg, VII. sér., T. XXXIII, Nr. 6, p. 22.

[4] In Witney, Palaeontology of California, Vol. I, Pl. IV, Fig. 14.

[5] In Clar. King, Report Geol. Surv. of the fortiest Paralel, Vol. IV, Pl. X, Fig. 10, Pl. XI, Fig. 6.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Himalaya ist die von mir in den »Himálayan Fossils«, Vol. II, Pt. 2 (Pl. V, Fig. 3), abgebildete Art ein unzweifelhafter Vertreter von *Gymnotoceras*. Die Ausbildung von Parabelohren weist mit Bestimmtheit auf *Gymnotoceras* hin und scheint mir eine Identifizierung mit der Gruppe des *Ceratites rusticus* v. Hauer, der Philippi das Wort redet (l. c. p. 94), zu verbieten.

Gymnotoceras ist möglicherweise die Stammform von *Thisbites* und *Parathisbites* in den obertriadischen Hallstätter Kalken, die auch aus dem Tropitenkalk von Byans in der oberen Trias des Himalaya kürzlich bekannt geworden sind.

An die *Ceratites nodosi* und an *Gymnotoceras* scheint sich ferner eine Gruppe gekielter und zum Teil reich skulpturierter Ceratiten anzuschließen, die sich um *Ceratites rusticus* aus dem bosnischen Muschelkalk gruppieren und insbesondere in der Fauna von Haliluci eine nicht unbedeutende Rolle spielen. F. v. Hauer[1] hat eine größere Zahl von hierher gehörigen Formen namhaft gemacht und dieselben als Übergangsformen von *Ceratites* zu *Hungarites* betrachtet.

Ich trenne die Gruppe des *Ceratites rusticus* als ein besonderes Subgenus, *Halilucites*, von den *Nodosi* ab. Obwohl ich das Vorkommen von Übergangsformen zwischen *Hungarites* und *Halilucites*, soweit es sich um Übereinstimmung in der äußeren Gestalt erwachsener Exemplare handelt, keineswegs in Abrede stellen will, möchte ich doch darauf aufmerksam machen, daß typische Vertreter der Gruppe des *Ceratites rusticus* von den echten Hungariten doch ganz erheblich abweichen.[2] *Hungarites*, der zum ersten Mal in den oberpermischen Schichten von Djulfa in Armenien zusammen mit *Otoceras* erscheint, stimmt in seiner Ontogenie vollständig mit *Otoceras* überein. Bezeichnend ist für beide der eminent

[1] F. v. Hauer, Denkschr. kais. Akad. d. Wiss. math.-nat. Kl. Bd. LXIII, 1896, p. 259 ff.

[2] Vergl. meine diesbezüglichen Ausführungen in »Mitteilungen über einige Cephalopodensuiten aus der Trias des südl. Bakony« im Paläont. Anhang zu dem 1. Teil des I. Bandes der Resultate der wissenschaftl. Erforschung des Balatonsees, p. 9.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

dreikantige Querschnitt des Externteils im Jugendstadium bei schwach ausgeprägter Skulptur. Die Externseite ist dachförmig gestaltet und von zwei, von den Marginalkanten gegen eine Mediankante gleichmäßig konvergierenden Flächen begrenzt. Bei *Otoceras*, das von *Hungarites* nur durch die Auftreibung des Nabelrandes in vorgeschrittenen Wachstumsstadien abweicht — die zweispitzige Ausbildung des Externlobus bei *Otoceras* ist zwar Regel, aber kein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber *Hungarites* — konnte ich die dreikantige Beschaffenheit der Externseite noch an Jugendexemplaren von nur 5 *mm* Durchmesser feststellen. Erst an ausgewachsenen Individuen stellt sich allmählich eine Abstumpfung der Marginalkanten ein, so daß die Externseite endlich ohne scharfe Grenze in die Flanken übergeht und nur die schneidige Mediankante übrig bleibt. Der Querschnitt der Wohnkammer solcher Stücke besitzt dann eine helmförmige Gestalt ähnlich derjenigen der Wohnkammer der *Arcestes galeati*.

Von dieser typischen Form der Gattung *Hungarites* weichen die Ceratiten aus der Gruppe des *C. rusticus* Hauer nicht unerheblich ab. Ihre Externseite ist allerdings mit einem hohen Mediankiel versehen, aber nicht dachartig zugeschärft. Auch bildet der Mediankiel keine Schneide oder Kante, sondern ist oft gerundet und von tiefen Externfurchen begleitet. Stets findet sich bei *Halilucites* eine mehr oder weniger deutliche Konkavität als Unterbrechung des geraden Abfalles der Externfläche, wie sie bei typischen Hungariten vorherrscht. Dieses Merkmal gibt ein ausreichendes Mittel zur Unterscheidung von *Hungarites* und *Halilucites* an die Hand.

Halilucites ist auch im indischen Muschelkalk durch eine Form vertreten, die sich an *H. planilateratus* v. Hauer (Denkschr. LXIII. p. 261, Taf. XI, Fig. 1 — 3) sehr nahe anschließt.

Unter den Ceratiten des indischen Muschelkalkes nimmt die Abteilung der *Circumplicati*, für die ich kürzlich den subgenerischen Namen *Hollandites* in Vorschlag gebracht habe, die erste Stelle ein. Philippi betrachtet diese Abteilung als eine der am besten umgrenzten Gruppen von *Ceratites*, zieht jedoch ihre Zugehörigkeit zu dieser Gattung überhaupt stark

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

in Zweifel. In seiner Diagnose (l. c. p. 93) zählt er die folgenden Merkmale als bezeichnend für die Gruppe auf:

»Die *Circumplicati* Diener's umfassen Formen mit ziemlich eng stehenden, meist schwach sichelförmigen Rippen. Besonders auf dem gekammerten Teile sind die Rippen häufig gespalten, und zwar beginnt die Spaltung sowohl direkt am Nabelrande, wie in der Gegend der Lateralknoten. Umbilikalknoten sind bei den meisten Arten vorhanden, seltener Lateral- und Externknoten. Dadurch unterscheiden sich Diener's *Circumplicati* von den Binodosen, bei denen zuerst Lateral- und Externknoten und erst viel später bei einzelnen Arten auch Umbilikalknoten auftreten.«

»Auch in der Sutur weichen die indischen *Circumplicati* von den allermeisten europäischen Vertretern der Gattung *Ceratites* ganz erheblich ab. Für die Lobenlinie der indischen *Circumplicati* ist ein Merkmal sehr konstant und charakteristisch, nämlich die geringe Zahl der Hauptelemente bei sehr hoher Entwicklung derselben. Das will folgendes heißen. Konstant und gut ausgebildet sind bei den *Circumplicati* außer einem ziemlich hohen Mediansattel nur drei Sättel, nämlich der Externsattel und zwei Lateralsättel. Von den Auxiliarelementen ist nur der erste Auxiliarlobus noch einigermaßen deutlich ausgebildet, alles Übrige erscheint im Vergleich zu den Lateralelementen verkümmert und ist in Form und Zahl sehr inkonstant. Diese Auxiliarelemente jenseits des ersten Auxiliarlobus spielen durchaus die Rolle dessen, was ich bei den Nodosen Auxiliarzäckchen genannt habe. Diener's *Circumplicati* besitzen also ein bei den Nodosen konstantes Element der Lobenlinie weniger, nämlich den ersten Auxiliarsattel. Dies ist um so auffallender, als es sich bei den indischen *Circumplicati* durchwegs um große und durchaus nicht besonders evolute Formen handelt.«

»Im Gegensatze zu der relativ geringen Zahl der Hauptlobenelemente steht ihre fortgeschrittene Entwicklung; in fast allen Fällen sind auch die Köpfe der Sättel bereits gezackt. Ich muß gestehen, daß mich der Lobenbau der indischen *Circumplicati* mehr an *Trachyceras* als an *Ceratites* erinnert hat.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

»Ich glaube, daß alle diese Verhältnisse mir das Recht geben, die Zugehörigkeit der Diener'schen *Circumplicati* zur Gattung *Ceratites* vorläufig zu bezweifeln. Weitere Untersuchungen, besonders der Jugendformen, werden zu beweisen haben, ob die *Circumplicati* des Himalaya zur Gattung *Ceratites* oder vielleicht in einen ganz anderen Formenkreis zu stellen sind.«

Ich habe die Diagnose Philippi's hier wörtlich wiedergegeben, weil, ihre Richtigkeit vorausgesetzt, gegen die Belassung der Untergattung *Hollandites* (Gruppe der *Ceratites circumplicati* des Himalaya) im Verbande von *Ceratites* in der Tat schwerwiegende Bedenken erhoben werden könnten. Ich bin jedoch durch die Untersuchung eines sehr reichen Materials, das mir bei einigen Arten auch die inneren Windungen zu studieren gestattete, zu Resultaten geführt worden, die von den Schlußfolgerungen Philippi's nicht unerheblich abweichen und seine Diagnose von *Hollandites* in wesentlichen Punkten verändern.

Als das hervorstechendste äußere Merkmal bei *Hollandites* erscheint mir das Überwiegen der Rippen als Skulpturelemente und die verhältnismäßig geringe Bedeutung, die den Knoten zukommt. Dieses Merkmal bleibt für alle mir bekannten Arten des Subgenus konstant. Was die Entwicklung der Skulptur betrifft, so lassen sich zwei Formenreihen festhalten. Bei der ersten Reihe, zu der die Mehrzahl der Arten gehört, ist die Skulptur auf den inneren Kernen schwach ausgeprägt und nimmt an Stärke und Komplikation in der Richtung gegen die Wohnkammer hin zu. Die einfachsten Typen dieser Gruppe sind *Hollandites Visvakarma* Diener (Himálayan Fossils, Vol. II, Pt. 2, Pl. IV, Fig. 2) und *H. Roxburghii* Diener (l. c. Vol. V, Pt. 2, Pl. IX, Fig. 1), bei denen die Skulptur nur aus einfachen Radialrippen besteht und durchaus knotenfrei bleibt. Die höchst entwickelten Typen dieser Reihe sind *Hollandites Voiti* Oppel und *H. Ravana* Diener (l. c. Vol. II, Pt. 2, Pl. II, Fig. 5, Vol. V, Pt. 2, Pl. IV, Fig. 7), bei denen die Rippen häufig dichotom und mit Umbilikal-, Lateral- und Marginalknoten geziert sind. Die zweite Reihe dagegen umfaßt Formen, bei denen die Lateralskulptur auf

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

den inneren Windungen stärker hervortritt und gegen das Peristom zu allmählich sich abschwächt. *Hollandites Airavata* Diener (l. c. Vol. II, Pt. 2, Pl. IV, Fig. 3, Vol. V, Pt. 2, Pl. VII, Fig. 5), *H. Moorei* Diener (l. c. Vol. V, Pt. 2, Pl. VIII, Fig. 1) und *H. Cecilii* Diener (l. c. Vol. V, Pt. 2, Pl. III, Fig. 6, Pl. VII, Fig. 6) gehören dieser Reihe an. *H. Airavata* besitzt Umbilikalknoten, die beiden anderen Arten sind knotenlos.

Philippi's Annahme, daß abweichend von den Nodosen, bei *Hollandites* stets Umbilikalknoten früher als Lateral- und Marginalknoten sich einstellen, ist durch meine Untersuchungen an Jugendexemplaren von *H. Ravana*, bei denen Umbilikal- und Lateralknoten stets gleichzeitig erscheinen, nicht bestätigt worden. Bei *H. Dungara* Diener (l. c. Vol. II, Pt. 2, Pl. II, Fig. 2) kommt es überhaupt nicht zur Bildung von Umbilikaldornen, während bei altersreifen Exemplaren in der Seitenmitte und in der Marginalregion auf den Rippen langgezogene Knoten sich einstellen.

Besonderes Gewicht ist von Philippi auf die Beschaffenheit der Suturlinie bei *Hollandites* gelegt worden, namentlich auf die angebliche Abwesenheit eines gut ausgebildeten ersten Auxiliarsattels. Obwohl dieser Charakter der Suturlinie in der Tat den meisten Hollanditen, insbesondere jenen aus der unmittelbaren Verwandtschaft des *H. Voiti* Oppel, zukommt, so kann er doch nicht als ein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal gegenüber der Gruppe der *Ceratites nodosi* angesehen werden. Zwei Arten, die ihrer Gestalt und Skulptur nach sich als typische Vertreter von *Hollandites* darstellen, *H. Visvakarma* Diener und *H. Moorei* Diener, besitzen so deutlich entwickelte Auxiliarsättel wie irgend ein Ceratit aus der Abteilung der *Nodosi*.

Aus allen diesen Gründen möchte ich an der Zugehörigkeit der indischen *Ceratites circumplicati* zu *Ceratites* im weiteren Sinne festhalten, den engen Beziehungen der hieher gehörigen Formen untereinander jedoch durch die Einführung der subgenerischen Bezeichnung *Hollandites* Rechnung tragen.

Über die eigentümlichen Konvergenzerscheinungen, die sich bei altersreifen Individuen mancher Arten von *Hollandites*

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und *Ceratites* s. s. aus einer Veränderung der Skulptur in gleicher Richtung ergeben, habe ich an anderer Stelle ausführlich berichtet.

Unter den europäischen Ceratiten der mediterranen Triasablagerungen betrachte ich *Ceratites Petersi* Mojsisovics,[1] *C. Zezianus* Mojsisovics (ibidem, p. 44, Taf. XXXVII, Fig. 3, 4) und *Ceratites* sp. ind. aus dem Muschelkalk der Schiechlinghöhe bei Hallstatt[2] als mutmaßliche Vertreter von *Hollandites*. Ich kann E. v. Mojsisovics in der Einreihung von *Ceratites Petersi*, eines nahen Verwandten der indischen *Hollandites Voiti*, in die Formenreihe des *Ceratites binodosus* nicht beipflichten, da das Hauptmerkmal dieser Formenreihe, die Entwicklung von Lateralknoten, bei *C. Petersi* nur sehr schwach angedeutet ist. In dem Überwiegen der Berippung gegenüber den Knoten schließt sich *C. Petersi* den indischen Hollanditen durchaus an. Allerdings weicht die brachyphyll zerschlitzte Suturlinie durch die deutliche Entwicklung der Auxiliarelemente von *H. Voiti* einigermaßen ab. Der Ceratit von der Schiechlinghöhe und *Ceratites Zezianus* sind zu ungenügend bekannt, um eine sichere Entscheidung über ihre systematische Stellung zu gestatten.

In meiner Arbeit über die Cephalopoden aus dem Muschelkalk des Himalaya (l. c. Vol. II, Pt. 2, p. 5) habe ich in Übereinstimmung mit E. v. Mojsisovics die indischen *Ceratites circumplicati* an die arktische Gruppe des *Ceratites polaris* v. Mojs. angegliedert. Später hat W. Waagen[3] nahe Beziehungen zwischen der Gruppe des *Ceratites polaris* und der von ihm aufgestellten Gattung *Proptychites* zu finden geglaubt. Hyatt hat die Gruppe zum Range einer besonderen Gattung, *Arctoceras*, erhoben. Philippi (l. c. p. 90) stellt die Zugehörigkeit von *Arctoceras* zu *Ceratites* entschieden in Abrede und ist

---

[1] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz, l. c. p. 27, Taf. XI, Fig. 10; Taf. XL, Fig. 14.

[2] C. Diener, Die Cephalopodenfauna der Schiechlinghöhe bei Hallstatt. Beiträge zur Geol. und Paläont. Österreich-Ungarns etc., XIII. Bd., 1901, p. 11, Taf. II, Fig. 5.

[3] W. Waagen, Ceratite Formation. Palaeontologia Indica, ser. XIII, Salt Range Foss., Vol. II, p. 166.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

vielmehr geneigt, an eine Verwandtschaft mit untertriadischen *Meekoceratidae (Koninckites)* oder auch — mit Rücksicht auf das Auftreten von Spiralstreifen bei *A. Oebergi* — mit *Flemingites* Waagen zu denken. E. v. Mojsisovics dagegen verharrt auch in seiner letzten Publikation über die Systematik der Triascephalopoden bei der Meinung, daß sich die circumplicaten Ceratiten des Himalaya am ungezwungensten an die *Polaris*-Gruppe angliedern lassen.

Da mir ein neues Material für die Diskussion dieser Frage nicht zur Verfügung steht, so will ich auf dieselbe hier nicht näher eingehen. Doch scheint mir allerdings der Charakter der Lobenlinie eine Ausschließung der *Polaris*-Gruppe aus dem Genus *Ceratites* im Sinne Philippi's zu rechtfertigen. Ob *Arctoceras* überhaupt zu den Ceratitiden des Muschelkalkes zu rechnen ist, darf noch keineswegs als ausgemacht gelten, da die Gleichstellung des Posidonomyenkalkes von Spitzbergen mit dem unteren Muschelkalk von Philippi mit guten Gründen angezweifelt wird.

Bei der Verfolgung der Ontogenie des *Ceratites Vyasa* Diener, einer der bezeichnendsten Arten des Subgenus *Hollandites*, hat sich ergeben, daß auf den inneren Windungen die Lateralskulptur auf dem Externteil keine Unterbrechung erfährt, die Rippen den letzteren vielmehr überschreiten, ohne eine Abschwächung zu erleiden. Im indischen Muschelkalk von Jolinka (Byans) findet sich nun eine Ceratitenspezies, bei der dieses Merkmal nicht nur auf die inneren Kerne beschränkt ist, sondern auch bei erwachsenen Exemplaren persistiert. Für Ceratiten mit einer solchen den Externteil ohne Unterbrechung übersetzenden Skulptur (Sektion der *Ceratites continui*) habe ich den subgenerischen Namen *Peripleurocyclus* in Vorschlag gebracht.

Bei *Peripleurocyclus Smithianus* Diener (Himálayan Fossils, l. c., Vol. V, Pt. 2, Pl. IX, Fig. 2, 3), dem einzigen Vertreter dieser auffallenden Untergattung, die sich von den typischen Ceratiten in ihrer Skulptur sehr erheblich unterscheidet, aber doch mit *Hollandites* in engen phyletischen Beziehungen steht, fehlen Knoten vollständig, die Rippen sind in der Umbilikalregion schwach entwickelt und erreichen ihre

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

größte Stärke auf der Externseite. Würde sich dieser Skulpturtypus mit jenem des Subgenus *Philippites* kombinieren, so würden sich Formen ergeben, die von *Acrochordiceras* Hyatt nur durch die Länge der Wohnkammer unterschieden werden könnten.

Eine durch langsam anwachsende Windungen und einen weiten offenen Nabel ausgezeichnete Untergattung von *Ceratites* hat E. v. Mojsisovics im Jahre 1893 unter dem Namen *Danubites* in die Literatur eingeführt. In ihrer ursprünglichen Fassung vereinigt diese Untergattung die arktische Gruppe der *Ceratites obsoleti* und die von E. v. Mojsisovics im Jahre 1882 zu *Celtites* gestellte Gruppe des *C. Floriani*. Die letztere ist später von Hyatt zum Range einer selbständigen Untergattung, *Florianites*, erhoben worden. Auch E. v. Mojsisovics hat sich in seiner letzten Publikation über die Systematik der Triascephalopoden[1] der Meinung Hyatt's angeschlossen, beschränkt gegenwärtig den Namen *Danubites* auf die arktische Gruppe der *Ceratites obsoleti* v. Mojsisovics[2] und trennt von dieser die mediterranen, durch weit abstehende Luftkammern und einen fadenförmigen Externkiel ausgezeichnete Gruppe des *C. Floriani* als *Florianites* ab.

Ich habe in meinen Arbeiten über die untertriadische Cephalopodenfauna des Himalaya eine erhebliche Zahl von Formen beschrieben, die eine sehr weitgehende morphologische Ähnlichkeit mit der Gruppe der *Ceratites obsoleti* darbieten. Zwei Arten aus dem unteren Muschelkalk von Chitichun, die ich gleichfalls als *Danubites* beschrieben habe, sind nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse besser bei *Florianites* unterzubringen, insbesondere *F. Kansa*, der sehr weit abstehende Luftkammern besitzt und sich den von E. v. Mojsisovics ebenfalls zu *Florianites* gerechneten Ceratiten aus der japanischen Trias *(F. Naumanni)* zunächst anschließt. Auch die Vereinigung der den *Ceratites obsoleti* so überaus ähnlichen Formen aus der unteren Trias des Himalaya und der Salt

[1] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke. Abhandl. k. k. Geol. Reichsanst., VI/1, Supplementbd., p. 323.

[2] E. v. Mojsisovics, Arktische Triasfaunen, l. c. p. 19.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Range mit *Danubites* will E. v. Mojsisovics aus phylogenetischen Gründen nicht gelten lassen. Seiner Ansicht nach sind die indischen Typen Nachkommen von *Xenodiscus* Waagen, mithin *Meekoceratidae*, die arktischen *Ceratites obsoleti* dagegen Nachkommen der *Dinarites spiniplicati (Oleuekites)*. »Es liegt daher hier ein ausgesprochener Fall von konvergenter Entwicklung verschiedener Stämme vor und kann die Bezeichnung *Danubites* nur für die durch etwas involutere Umgänge charakterisierte arktische Gruppe der *Ceratites obsoleti* in Verwendung kommen, während für die indische Gruppe der Waagen'sche Gattungsname *Xenodiscus* anzuwenden wäre.«

Ob hier wirklich nur ein Fall von Konvergenz vorliegt, dürfte immerhin noch ein Gegenstand verschiedener Meinung sein können. Jedenfalls stimmen die arktischen *Ceratites obsoleti* und die angeblichen *Xenodisci* der unteren Trias Ostindiens in allen äußeren Merkmalen auf das genaueste überein. Auch die Involution der Umgänge ist bei einigen Formen aus dem Himalaya (z. B. *Danubites Himalayanus* Griesbach[1]) ebenso groß wie bei arktischen Danubiten. Desgleichen tritt der spiniplikate Charakter der Skulptur auf den inneren Umgängen einzelner Typen (z. B. *D. Himalayanus* Griesb., *D. Lissarensis* Diener[2]) nicht weniger deutlich hervor. Hat doch E. v. Mojsisovics von der ersteren Art aus den Otoceras beds in seiner Monographie der arktischen Triasfaunen selbst gesagt (l. c. p. 20), sie besitze ausgezeichnet spiniplikate Rippen und gleiche in ihrem ganzen Habitus so vollständig den inneren Windungen und den kleinen Wohnkammerexemplaren des *Ceratites Middendorffi*, daß man in ihr einen direkten Vorfahren des letzteren vermuten könnte, der über das einfache Spiniplikatenstadium nicht hinausgekommen sei.

Ich muß mich als Anhänger eines gewissen Konservatismus in der paläontologischen Systematik bekennen, indem ich es nicht für wünschenswert erachte, einschneidende Änderungen in derselben auf Grund noch keineswegs sicher bewiesener

---

[1] C. L. Griesbach, Palaeontological notes on the lower Trias of the Himalayas. Records Geol. Survey of India, XIII, Pt. 2, p. 111, Pl. III, Fig. 8.

[2] C. Diener, Himálayan Foss., l. c., Vol. II, Pt. 1, p. 45, Pl. XIV, Fig. 8, 9, 11.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

phylogenetischer Spekulationen vorzunehmen. Meiner Ansicht nach muß die Übereinstimmung von Arten in allen wesentlichen Merkmalen in einer Vereinigung aller dieser Arten unter einem gemeinsamen Gattungsnamen ihren Ausdruck finden. Die weitgehende Übereinstimmung arktischer und indischer Formengruppen scheint mir deren Vereinigung in einem Subgenus, *Danubites*, zu rechtfertigen und ich möchte diese Vereinigung hypothetischen Voraussetzungen von verschiedenen Vorfahren beider Gruppen zu Liebe nicht aufheben. Den Namen *Xenodiscus* für die indischen Danubiten kann ich schon deshalb nicht akzeptieren, weil die indischen Danubiten eine sehr kurze, die Länge eines halben Umganges kaum überschreitende Wohnkammer — sie ist bei drei Arten genau bekannt — besitzen, während bei *Xenodiscus* die Wohnkammer fast den ganzen letzten Umgang einnimmt. Diese Differenz in der Wohnkammerlänge ist bei zwei so evoluten Ammoniten von gleicher Einrollung immerhin recht auffallend. Der Körper des einen Tieres muß eine wurmförmige, jener des anderen eine unverhältnismäßig gedrungenere Gestalt gehabt haben. Mir scheinen solche Unterschiede in der Körperform, die offenbar auch mit Verschiedenheiten in der Gestalt und Lage einzelner Organe verbunden gewesen sein müssen, für die Systematik eine größere Bedeutung zu besitzen als geringfügige Änderungen in der Skulptur der Schale. Ich halte die Wohnkammerlänge bei Ammonitiden allerdings kaum für geeignet, ein klassifikatorisches Merkmal ersten Ranges abzugeben — man denke nur an die Unterschiede in der Wohnkammerlänge bei so nahe stehenden Gattungen wie *Lytoceras* und *Costidiscus* und bei Arten innerhalb derselben Gattung wie *Sageuites* —, aber über so auffallende Verschiedenheiten bei Formen mit gleicher Involution, wie *Xenodiscus* und den indischen Danubiten oder bei *Danubites* und *Celtites*, wird man keineswegs hinwegsehen dürfen, jene Verschiedenheiten vielmehr als einen ausreichenden Grund für eine generische Trennung anzusehen haben.

Während echte Danubiten aus Ablagerungen vom Alter des Muschelkalkes nicht sicher bekannt sind, ist *Florianites* (Gruppe des *C. Floriani*) nicht nur in der ladinischen Stufe

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

des pazifischen Triasgebietes (Japan, westliches Nordamerika), sondern auch im unteren Muschelkalk des Himalaya außerhalb der mediterranen Region repräsentiert.

Zweifelhaft ist nur die Zugehörigkeit einer Art, *Florianites Dritarashtra* Diener (Himálayan Foss., Vol. II, Pt. 2, Pl. VIII. Fig. 1) aus dem Muschelkalk des Utadurrha (Kumaon), die ich seinerzeit mit *Fl. Floriani* verglichen habe. A. v. Krafft[1] glaubte, diese Art eher an *Japonites* Mojs. anschließen zu können, ohne jedoch hierüber zu einer sicheren Entscheidung gelangen zu können. Hyatt (l. c. p. 757) betrachtet sie als Typus einer besonderen Gattung, *Pseudodanubites*, ohne freilich für diese Auffassung irgend welche Gründe anzugeben.

Die erwähnte Art teilt mit *Florianites* die weit abstehenden Luftkammern und den Besitz eines fadenförmigen Externkiels. Sie unterscheidet sich auffallend von *Japonites* durch den Mangel einer spitzbogenförmig zugeschärften Externseite und einer brachy- bis dolichophyllen Zerschlitzung der ganzrandigen Sättel, steht dieser Gattung hingegen in der Entwicklung sehr zahlreicher Windungen noch näher als *Florianites*. Ich möchte daher Hyatt darin beistimmen, wenn er *Pseudodanubites Dritarashtra* von *Florianites* abtrennt. Als subgenerische Merkmale von *Pseudodanubites* wären anzuführen: die sehr große Zahl der außerordentlich langsam anwachsenden Umgänge, das Auftreten einer stumpfen Externkante mit einem aufgesetzten fadenförmigen Kiel,[2] die Kombination breiter, ganzrandiger Sättel mit tief gespaltenen Loben in den weit abstehenden Septen.

Eine in der mediterranen Triasregion bisher unbekannte Formengruppe stellen die *Ceratites subrobusti* der arktischen Triasprovinz dar. Sie sind mit den *Dinarites spiniplicati* (*Olenekites* Hyatt) so enge verknüpft, daß E. v. Mojsisovics einen phylogenetischen Zusammenhang beider Gruppen als zweifellos ansieht. In der Tat lassen seine Untersuchungen

---

[1] A. v. Krafft, General Report Geol. Survey of India, 1898/99, p. 20.

[2] Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß die Zeichnung Fig. 1 *b* in meiner oben erwähnten Arbeit ein falsches Bild des Querschnittes gibt. Eine richtige Illustration (Photographie des Originalstückes) wird in Vol. V, Pt. 2, Pl. VI, Fig. 3, nachgetragen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

über die Ontogenie des *Ceratites Middendorffi* Keyserl. kaum eine andere Schlußfolgerung zu. Hyatt hat die Gruppe der *Ceratites subrobusti* als ein besonderes Subgenus unter der Bezeichnung *Keyserlingites* ausgeschieden. Da dieser Name vor dem von Philippi vorgeschlagenen Namen *Robustites* die Priorität besitzt, so soll er hier beibehalten werden.[1]

Über die Beziehungen von *Keyserlingites* zu den nodosen Ceratiten bestehen tiefgreifende Meinungsverschiedenheiten zwischen Tornquist, Philippi und E. v. Mojsisovics. Tornquist[2] leitet die germanischen Nodosen geradezu von *Keyserlingites* ab. Philippi (l. c., p. 89, 96) dagegen will die *Ceratites subrobusti* mit den *Nodosi* in keinerlei phyletische Verbindung gebracht, sondern aus der Gattung *Ceratites* vollständig ausgeschieden sehen. Er glaubt, die morphologische Ähnlichkeit beider, die übrigens nur bei den akmatischen Arten bestehen soll, als Konvergenzerscheinung auffassen zu müssen und legt auf die Unterschiede zwischen *Keyserlingites* und den älteren *Binodosi*, von denen *Ceratites nodosus* und dessen Verwandte abstammen, ein großes Gewicht. Solche Unterschiede findet er insbesondere in der Gestalt und Skulptur der Jugendformen. E. v. Mojsisovics[3] endlich hält an der innigen Zusammengehörigkeit der *Subrobusti* und *Nodosi* fest, weist auf die Bedeutung einer sibirischen Art mit echten Lateralknoten, des *Ceratites Bungei*[4] hin und bestreitet das Auftreten durchgreifender Unterschiede zwischen beiden in Bezug auf Entwicklung der Skulptur und Suturlinie.

[1] Allerdings könnte man gegen die formale Gültigkeit des Hyatt'schen Namens nicht mit Unrecht einwenden, daß die Aufstellung desselben durch keinerlei sachliche Gründe gestützt wurde, während Philippi die Einführung eines besonderen Gattungsnamens, *Robustites*, für die Gruppe der *Ceratites subrobusti* ausführlich motiviert hat.

[2] A. Tornquist, Neue Beiträge zur Geologie der Umgebung von Recoaro und Schio, I. Teil, Zeitschr. der Deutschen Geol. Ges., Bd. L, 1898, p. 227.

[3] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke, l. c., VI/1 Supplementband, p. 326.

[4] E. v. Mojsisovics, Über einige arktische Triasammoniten des nördlichen Sibirien. Mém. de l'Acad. Impér. des sciences de St. Pétersbourg, VIIième sér., T. XXXVI, No. 5, p. 8, Pl. I, Fig. 14.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Wie unsicher der Boden ist, auf dem man sich bei der Diskussion der Frage: Phylogenetische Beziehung oder Konvergenz? bewegt, lehrt am besten das Verhältnis der sibirischen Vertreter der *Subrobusti* zu den indischen Formen, die bisher ebenfalls in diese Gruppe gestellt worden sind. So außerordentlich groß ist die morphologische Übereinstimmung einer der leitenden Ceratitenarten des unteren Muschelkalkes im Himalaya mit *Ceratites subrobustus*, daß weder ich noch Herr Hofrat E. v. Mojsisovics selbst gegen eine direkte Identifizierung Bedenken trugen. Wenn E. v. Mojsisovics später (Cephalopoden der Hallstätter Kalke, l. c., VI/1, Supplementband, p. 328) die indische Form als *Ceratites Dieneri* von dem typischen *Ceratites subrobustus* abgetrennt hat, so geschah es auf Grund sehr untergeordneter, in ihrer spezifischen Bedeutung mindestens zweifelhafter Merkmale. An den überaus engen verwandtschaftlichen Beziehungen beider Arten zu zweifeln, wäre niemandem in den Sinn gekommen. Erst als die Bearbeitung eines ungewöhnlich reichen Materials mir die Möglichkeit eröffnete, die Ontogenie von *Ceratites Dieneri* durch die Bloßlegung innerer Kerne bis zu einer Windungshöhe von 5 *mm* zu ermitteln, kam die völlige Verschiedenheit der inneren Windungen arktischer und indischer Keyserlingiten zu Tage. Ich habe diese in ihrer Art unter den Ammoniten bisher einzig dastehende Konvergenz an anderer Stelle ausführlich beschrieben. Als Ergebnis meiner Untersuchungen steht die Tatsache fest, daß *Ceratites Dieneri* keinesfalls mit *Olenekites* in einen phyletischen Zusammenhang gebracht werden kann, daß *Ceratites subrobustus* und *C. Dieneri* sehr verschiedene Ahnen gehabt haben, daher zwei getrennten Entwicklungsreihen angehören. Die Vorläufer von *C. Dieneri* sind weitnabelige Formen mit einander gerade noch berührenden Umgängen, flacher Externseite und einer *Tirolites* ähnlichen Skulptur — Knoten am Marginalrande — gewesen, die keinerlei Ähnlichkeit mit spiniplikaten Dinariten aufweisen.

Würde man *Ceratites Dieneri* bei *Keyserlingites* belassen, so würde das letztere Subgenus unzweifelhaft polyphyletisch sein und den Anforderungen der Deszendenztheoretiker an den monophyletischen Charakter der Gattungen und Unter-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gattungen nicht mehr entsprechen. Um den theoretischen Voraussetzungen solcher Systematiker Rechnung zu tragen, schlage ich für *Ceratites Dieneri* die subgenerische Bezeichnung *Durgaites* vor. Ich selbst halte ihre Anwendung nicht für zweckmäßig und ziehe es vor, die *Subrobusti* des Himalaya auch weiterhin unter dem Namen *Keyserlingites* anzuführen. Es sind rein praktische Gründe, die mich dazu veranlassen. *Ceratites Dieneri* ist nämlich durchaus nicht die einzige indische Art dieser Gruppe. In dem mir zur Untersuchung überlassenen Material aus dem Muschelkalk des Himalaya konnte ich im ganzen sieben Arten unterscheiden, doch lag nur von *C. Dieneri* eine ausreichende Zahl von Exemplaren vor, um die Ontogenie dieser Form zn ermitteln. Unter diesen sieben Arten ist die von mir in Vol. II, Pt. 2 der »Himálayan Fossils« auf Pl. V, Fig. 6 abgebildete, ein Fragment von 14 *mm* Windungshöhe. Die Skulptur dieses Bruchstückes ist von jener gleich großer Exemplare des *C. Dieneri* wesentlich verschieden. Auf der Externseite ist ein gerundeter Kiel angedeutet. Neben den Umbilikal- oder Lateralknoten sind bereits Marginalknoten entwickelt. Von dieser Form darf man nicht ohneweiters voraussetzen, daß ihre inneren Kerne jenen des *C. Dieneri* ähnlich waren. Eine zweite Art — ebenfalls nur in einem Bruchstück (l. c., Vol. V, Pt. 2, Pl. XI, Fig. 3) vorhanden — ahmt in ihren Wohnkammermerkmalen den sibirischen *Keyserlingites Bungei* Mojs. in auffallender Weise nach. Liegt auch hier bloße Konvergenz vor oder ist vielleicht doch eine engere phyletische Beziehung zu der sibirischen Art vorhanden? Diese Frage muß unbeantwortet bleiben, da mir innere Kerne der indischen Art nicht bekannt geworden sind.

Will man *Ceratites Dieneri* aus dem Subgenus *Keyserlingites* ausscheiden und als Typus einer besonderen Untergattung, *Durgaites*, betrachten, so kommt man sofort in die Verlegenheit, welcher dieser beiden Untergattungen man die übrigen *Subrobusti* des Himalaya anschließen soll. Da der Unterschied zwischen *Keyserlingites* und *Durgaites* nur in den inneren Kernen liegt, so ist man in dieser Hinsicht auf Konjekturen angewiesen. Daß alle indischen *Subrobusti* gerade zu *Durgaites* gehören müssen, ist keineswegs ausgemacht, für die

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

oben erwähnte Art (l. c., Pl. V, Fig. 6) sogar nicht einmal wahrscheinlich. Ich werde also, den praktischen Bedürfnissen der Systematik vor den theoretischen Anforderungen den Vorzug einräumend, *Ceratites Dieneri* bei *Keyserlingites* belassen.

Das Verhältnis des indischen *Ceratites Dieneri* zu dem sibirischen *C. subrobustus* gibt einen Fingerzeig für die Schwierigkeiten, die einer richtigen Beurteilung morphologischer Ähnlichkeiten bei Ceratiten entfernt liegender Faunengebiete entgegenstehen. War es bei den beiden genannten Ammoniten unmöglich, ohne genaue Kenntnis der Ontogenie die Zugehörigkeit zu verschiedenen Stämmen festzustellen, wie will man erst bei äußerlich voneinander viel erheblicher abweichenden Typen, wie den deutschen *Nodosi* und den arktischen *Subrobusti* entscheiden, inwieweit die bestehenden morphologischen Ähnlichkeiten auf Deszendenz oder auf Konvergenz zurückzuführen sind. Eine so verschiedene Bewertung jener Ähnlichkeit durch drei erfahrene Kenner der Muschelkalkfaunen, wie Tornquist, Philippi und E. v. Mojsisovics, zeigt zur Genüge die große Unsicherheit, mit der wir Fragen auf diesem Gebiete gegenüberstehen.

F. Noetling[1] hat kürzlich die Bemerkung fallen lassen, es sei sehr wahrscheinlich, daß *Ceratites subrobustus* Mojs. zu dem Waagen'schen Genus *Stephanites* aus dem oberen Ceratitenkalk der Salt Range gehöre. Nach einem mir vorliegenden Gipsabguß des Originals von *Stephanites superbus* Waagen (Ceratiteformation, l. c., p. 101, Pl. II) halte ich eine Zusammengehörigkeit von *Stephanites* und *Keyserlingites* für ausgeschlossen. Die Skulptur von *Stephanites* besteht ausschließlich aus plumpen Lateraldornen ohne jede Kombination mit Rippen. Auch besitzt *Stephanites* eine sehr lange Wohnkammer, die mehr als einen Umgang einnimmt, mithin fast doppelt so lang ist als bei *Keyserlingites*. Ich glaube, daß Waagen durchaus im Recht ist, wenn er *Stephanites* zu den *Tropitoidea* in die Nähe von *Acrochordiceras* und nicht zu den *Ceratitoidea* stellt.

[1] F. Noetling, Die asiatische Trias. Lethaea mesozoica, I. Band, 2. Lieferung, 1905, p. 157.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In der indischen Trias finden sich noch zwei sehr eigentümliche Formengruppen der Gattung *Ceratites*, die eine subgenerische Stellung beanspruchen dürfen, *Salterites* Diener und *Haydenites* Diener. Beide sind nur durch je eine Art — *Salterites Oberhummeri* Diener (l. c., Pl. V, Fig. 1) und *Haydenites Hatscheki* Diener (l. c., Pl. VI, Fig. 1) — vertreten. Die erstere Form vereinigt Merkmale von *Ceratites* s. s., *Hollandites* und *Keyserlingites*. In der Skulptur der Schlußwindung erinnert sie am meisten an den sibirischen *Keyserlingites Schrenki* Mojsisovics (Arktische Triasfaunen, l. c., p. 42, Pl. IV, Fig. 1), weicht aber von *Keyserlingites* durch das Auftreten plumper Radialrippen auf den inneren Windungen und sichelförmig geschwungener flacher Rippen auf der Schlußwindung ab.

Noch merkwürdiger ist *Haydenites*. Das Originalstück von *H. Hatscheki* aus dem Muschelkalk von Spiti ist einer der größten Ceratiten, mit einem Durchmesser von fast 20 *cm* und der äußeren Gestalt der kretazischen Gattung *Acanthoceras*. Die Skulptur erfährt während der verschiedenen Wachstumsstadien dreimal eine vollständige Änderung. Die Jugendwindungen gleichen durchaus jenen von *Hollandites*. Sie sind knotenlos und mit zahlreichen, einfachen, radialen Rippen bedeckt, die in sehr regelmäßigen Abständen nahe aufeinander folgen. An dem Beginne der Schlußwindung stellen sich im unteren Drittel der Flanken mächtige Knoten oder Dornen ein, die eine Teilung der Rippen verursachen. Man kann über die Stellung dieser Knoten als Umbilikal- oder Lateralknoten ebenso im Zweifel sein wie bei *Ceratites subrobustus*. Auch an der Marginalkante treten kleine Knoten auf. Die Rippen übersetzen, stark abgeschwächt, den Externteil zwischen den Marginalknoten. Es ist das genau derselbe Skulpturtypus, den E. v. Mojsisovics bei *Keyserlingites Bungei* beschrieben hat. Bruchstücke, die nur diesen Teil des Gehäuses von *Haydenites* umfassen, würde man wohl ebenso unbedenklich zu *Keyserlingites* stellen als innere Kerne zu *Hollandites*. Auf der Wohnkammer endlich stellt sich die Skulptur erwachsener Exemplare von *Ceratites Devasena* oder *C. truncus* ein, einfache gerade Rippen, die an der Externkante plump aufgetrieben sind, aber die Externseite

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

nicht mehr überschreiten und die Lateralknoten allmählich verlieren.

Wir sehen also bei diesen beiden merkwürdigen Formengruppen Skulpturtypen, die sonst für eine bestimmte Untergattung von *Ceratites* bezeichnend sind, nacheinander in verschiedenen Entwicklungsphasen auftreten. Diese Erfahrung ist einer der Hauptgründe gewesen, die mich bestimmt haben an der bisherigen Fassung des Genus *Ceratites* in seinem weiten Umfange festzuhalten, da sie mir für eine nahe Zusammengehörigkeit aller hierher gerechneten Formengruppen beweisend scheint.

Mit den zwölf Untergattungen: *Ceratites* s. s. *(nodosi)*, *Philippites*, *Halilucites*, *Hollandites (circumplicati)*, *Arctoceras (?)*, *Peripleurocyclus*, *Gymnotoceras*, *Florianites*, *Dannbites*, *Keyserlingites*, *Salterites* und *Haydenites* dürfte die Zahl der Formengruppen erschöpft sein, die in der nun allerdings zu großem Umfange angewachsenen Gattung *Ceratites* ihren Platz finden.[1]

An *Ceratites* schließe ich in Übereinstimmung mit Frech und E. v. Mojsisovics alle Ammoniten, die durch eine ceratitische oder brachyphylle, nicht serial entwickelte Lobenlinie ohne Adventivelemente und durch eine kurze Wohnkammer ausgezeichnet sind. Es bleiben demnach die mit einer langen Wohnkammer versehenen Gattungen *Celtites* und *Reiflingites* Arth. trotz ihrer großen morphologischen Übereinstimmung mit gewissen Formengruppen von *Ceratites* außerhalb der Familie der *Ceratitidae*.

Eine sehr nahe Verwandtschaft scheint mir zwischen *Ceratites* und *Beyrichites* Waagen zu bestehen. Typus der letzteren Gattung ist *Beyrichites reuttensis* Beyrich[2] aus dem

[1] In Erwägung zu ziehen wäre eventuell die Errichtung eines besonderen Subgenus für den durch seine eigentümliche Skulptur — Verschmelzung von je zwei Rippen in Parabelohren — ausgezeichneten *Ceratites perauritus* Diener (Neue Beobachtungen über Muschelkalk-Cephalopoden des südlichen Bakony, Palaeont. Anhang zu dem ersten Teil des ersten Bandes der Resultate der wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees, Budapest, 1900, p. 6, Taf. II, Fig. 1).

[2] E. Beyrich, Abhandl. der königl. Akad. der Wiss., Berlin, 1866, p. 113, Taf. I, Fig. 4.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Muschelkalk von Reutte, an den sich zahlreiche Arten aus dem alpinen und indischen Muschelkalk nahe anschließen. Waagen[1] hat diese Formen aus der Gattung *Meekoceras*, zu der sie von E. v. Mojsisovics gestellt worden waren, ausgeschieden und wegen der großen äußeren Ähnlichkeit mit *Ptychites flexuosus* an die Subfamilie der *Ptychitinae* angeschlossen. Seit dieser Zeit gehen die Meinungen über die wahre systematische Stellung von *Beyrichites* weit auseinander. K. v. Zittel und Frech stehen auf der Seite von Waagen und fassen *Beyrichites* als ein Element der *Ptychitinae* oder gar nur als eine ohne scharfe Grenze in *Ptychites* übergehende Untergattung auf. Philippi, Hyatt und E. v. Mojsisovics dagegen treten für die Existenz naher verwandtschaftlicher Beziehungen mit *Ceratites* ein.

Es ist nicht zu leugnen, daß *Beyrichites* in wesentlichen Merkmalen Übereinstimmung mit zwei in ihren typischen Vertretern sehr weit voneinander abstehenden Gattungen *Ceratites* und *Ptychites* erkennen läßt. Die äußere Form ist jene der *Ptychites flexuosi*, aber auch an manche Arten der *Ceratites circumplicati* (*Hollandites*) besteht eine sehr weitgehende Annäherung. Man braucht nur Toula's[2] Abbildungen der zahlreichen Ammoneen mit Sichelrippen aus dem Muschelkalk von Ismid anzusehen, die auf die drei Gattungen *Beyrichites*, *Koninckites* und *Nicomedites* verteilt worden sind, um sofort die große Ähnlichkeit mit gewissen Hollanditen (z. B. der Gruppe des *H. Ravana* Diener) herauszufinden. Wenn E. v. Mojsisovics diese Formen als *Ceratites circumplicati*, Waagen als Meekoceraten bestimmt hat, so ist der Unterschied, der zwischen den beiden Bestimmungen liegt, in Wirklichkeit viel weniger groß, als es für den mit triadischen Ammoniten minder vertrauten den Anschein hat. Der Charakter der Suturlinie ist jener von *Hollandites*. Die Sättel sind brachyphyll, niemals reicher zerschlitzt, wie bei der Mehrzahl höher entwickelter Ptychiten. Immerhin gibt es unter den *Ptychites*

[1] W. Waagen, Ceratite Formation, l. c., p. 160.

[2] F. Toula, Eine Muschelkalkfauna am Golfe von Ismid in Kleinasien. Beiträge zur Geol. und Paläontol. Österreich-Ungarns etc., Bd. X, p. 172, 177 ff., Taf. XXI, XXII.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

flexuosi Arten, bei denen die Lobenlinie das dolichophylle Stadium nur wenig überschritten hat, so daß sie sich jener der Beyrichiten mit hochentwickelten Suturen (z. B. *B. Khanikofi* Oppel) erheblich nähert. Auch tritt in der Suturlinie von *Beyrichites* ein Merkmal hervor, das für *Ptychites* in hohem Maße bezeichnend ist, die relative Kleinheit des Externsattels gegenüber dem ersten Lateralsattel. Auch dieses Merkmal, das bei den meisten Ptychiten zu extremer Ausbildung gelangt — insbesondere in den Gruppen der *Rugiferi* und *Opulenti* — tritt bei manchen *Megalodisci* und *Flexuosi* noch nicht wesentlich stärker hervor als bei einzelnen Beyrichiten.

Wenn man die Suturen von *Beyrichtes Khanikofi* Oppel und *Ptychites Mahendra* Diener nebeneinanderstellt, wie dies Frech[1] getan hat, so kann man sich überzeugen, daß beide Formen in dieser Richtung durch keine weite Kluft getrennt sind. Die Vorstellung, daß aus den Loben von *Beyrichites Khanikofi* durch etwas weitergehende Zerschlitzung in den Sätteln und durch eine Hemmung in der Entwicklung des Externsattels die Loben von *Ptychites Mahendra* hervorgehen würden, dürfte kaum Schwierigkeiten begegnen.

Gleichwohl kann, glaube ich, von einer wirklichen Verwandtschaft zwischen *Beyrichites* und *Ptychites* keine Rede sein. Dagegen spricht die Verschiedenheit der ontogenetischen Entwicklung. E. v. Mojsisovics[2] hat als das hervorstechendste Merkmal in der Ontogonie von *Ptychites* die allen Stämmen gemeinsame dicke, globose, an *Arcestes* erinnernde Jugendform bezeichnet. Dieses Merkmal gilt auch für die *Ptychites flexuosi*, wie ich mich selbst an zahlreichen inneren Kernen verschiedener Arten dieser Gruppe überzeugen konnte. Die Jugendformen von *Beyrichites* dagegen sind verhältnismäßig flache, hochmündige Typen, bei denen die Dicke stets hinter der Höhe der Windung zurückbleibt. Bei einem inneren Kern von *Beyrichites Khanikofi* fand ich eine Dicke von 3·5 *mm* entsprechend einer Windungshöhe von 5 *mm*.[3] Bei

[1] F. Frech, Lethaea mesozoica, I. Bd., 2. Lief., Taf. 16.

[2] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der mediterranen Triasprovinz, l. c., p. 244.

[3] C. Diener, Himálayan Fossils, l. c., Vol. II, Pt. 1, p. 72.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ptychites flexuosus entspricht einer gleichen Windungshöhe eine Dicke von 9·5 *mm*. Nach den ontogenetischen Verhältnissen darf man daher voraussetzen, daß die Ahnen von *Beyrichites* flache, hochmündige Formen wie *Meekoceras* waren, die keine Ähnlichkeit mit den tonnenförmigen, niedrigmündigen Kernen von *Ptychites* besaßen. Ich schließe daher *Beyrichites* an *Meekoceras* an und stelle diese Gattung in Übereinstimmung mit Philippi und E. v. Mojsisovics zu den *Ceratitidae*.

Die Ceratitiden des kleinasiatischen Muschelkalkes, die Toula auf die drei Gattungen *Beyrichites*, *Koninckites* und *Nicomedites* verteilt hat, will Philippi (l. c., p. 110) trotz ihrer nicht unbedeutenden Formenmannigfaltigkeit mit *Beyrichites* vereinigen, eine Meinung, der ich nur beipflichten kann.

Während *Beyrichites* mit Rücksicht auf die Gestalt seiner inneren Windungen nur in phylogenetische Beziehungen mit *Ceratites*, nicht mit *Ptychites* gebracht werden kann, scheint mir eine andere Gattung, *Proptychites* Waagen, tatsächlich eine Verbindung zwischen den *Ceratitidae* und *Ptychitinae* herzustellen.

Wie ich in meiner Arbeit über die Cephalopodenfaunen der unteren Trias des Himalaya betont habe, sind bei aller Ähnlichkeit der äußeren Form in der Suturlinie von *Proptychites* und *Ptychites* auffallende Unterschiede vorhanden, so daß Waagen's Annahme, *Proptychites* sei ein direkter Vorläufer von *Ptychites*, noch durchaus unbewiesen bleibt. Dagegen gelang es mir, an einem reichen Material aus der unteren Trias des Ussurigebietes in der ostsibirischen Küstenprovinz innere Kerne von *Proptychites hiemalis* Diener[1] bloßzulegen, die den globosen Jugendwindungen der Ptychiten gleichen. Auch die mächtige Entwicklung des Medianhöckers in der Lobenlinie von *Proptychites* erinnert an *Ptychites*, so daß man immerhin an phylogenetische Beziehungen zwischen beiden denken kann. Auch Philippi (l. c., p. 108) hat aus meinen Beobachtungen an dem Triasmaterial aus dem Ussurigebiet den

[1] C. Diener, Triadische Cephalopodenfaunen der ostsibirischen Küstenprovinz. Mém. Com. Géol. St. Pétersbourg, Vol. XIV, Nr. 3, p. 34, Taf. II, Fig. 2, 4; Taf. V, Fig. 4.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Schluß gezogen, daß *Proptychites* und *Ptychites* wahrscheinlich den gleichen Ursprung besitzen, und findet es gerechtfertigt, wenn man beide in die Subfamilie der *Ptychitinae* stellt.

Auf Grund des Nachweises globoser Jugendformen habe ich einige Arten aus dem Muschelkalk des Himalaya, die ich ursprünglich, dem Vorgange von E. v. Mojsisovics folgend — Waagen's Monographie der Fauna der Ceratitenschichten war damals noch nicht erschienen — als *Meekoceras* beschrieben hatte, später von *Beyrichites* getrennt und mit *Proptychites* vereinigt, insbesondere *Proptychites Nalikanta*, *P. Srikanta* und *C. Narada*. Meine Beobachtungen an inneren Kernen von *Hollandites Voiti* Oppel und die Entdeckung einer Art von *Hollandites*, *H. Cecilii* Diener (Himálayan Fossils, l. c., Vol. V, Pt. 2, Pl. III, fig. 6, Pl. VII, fig. 6), die in der Skulptur *P. Nalikanta* ungemein nahesteht, haben mich zu der Überzeugung geführt, daß die drei genannten Arten des indischen Muschelkalkes ihren natürlichen Anschluß besser bei *Hollandites* als bei *Proptychites* finden. Sie stellen jedoch eine so nahe Verbindung zwischen beiden Formengruppen her, daß die Annahme phylogenetischer Beziehungen zwischen denselben kaum mehr von der Hand zu weisen ist. Auch unter den Hollanditen gibt es Formen mit stark aufgeblähten Jugendwindungen, wenngleich sie in dieser Richtung stets hinter *Ptychites* zurückbleiben. Auch bei den drei genannten Arten aus dem Muschelkalk des Himalaya wird die Windungshöhe innerer Kerne von deren Dicke nur unerheblich übertroffen. Sie schließen sich also in dieser Richtung näher an *Hollandites* als an *Proptychites* an, entfernen sich jedoch schon recht weit von *Beyrichites*, dessen Jugendwindungen wesentlich höher sind.

Die Annahme, daß die leiostraken *Ptychitinae*, beziehungsweise *Proptychites* sich aus *Hollandites* ähnlichen Ceratitiden entwickelt haben, scheint mir eine gewisse Wahrscheinlichkeit zu besitzen. Jedenfalls scheidet *Proptychites* durch die Einreihung der drei oben genannten Arten in das Subgenus *Hollandites* aus der Zahl jener Gattungen aus, die aus der unteren Trias bis in den Muschelkalk hinaufreichen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Dafür haben sich im unteren Muschelkalk des Himalaya Vertreter von zwei Gattungen gefunden, die bisher nur aus der unteren Trias des Mediterrangebietes bekannt waren, *Stacheites* Kittl[1] und *Dalmatites* Kittl.[2] Beide sind durch den sehr einfachen Charakter ihrer Suturlinie gekennzeichnet und stellen zusammen mit *Proavites* Arth.[3] wohl die am tiefsten stehenden Elemente unter den Ceratitiden der Muschelkalkfauna dar. *Dalmatites*, der in seiner äußeren Erscheinung lebhaft an *Hungarites* erinnert, kann trotz der niedrigeren Entwicklung seiner Lobenlinie nicht als ein Vorläufer von *Hungarites* gelten, da die letztere Gattung mit ganz typischen. durch normale Lobenstellung ausgezeichneten Vertretern bereits im oberen Perm (Djulfa) auftritt. *Hungarites* ist einer der ältesten, bisher bekannten Ceratitiden. Er geht selbst den Meekoceraten im Alter voran und kann daher nicht von diesen abgeleitet werden. Nur *Xenodiscus* Waagen und *Xenaspis* Waagen (Productuskalk der Salt Range) erscheinen ungefähr zur gleichen Zeit. Während die von *Hungarites* nur durch die allerdings sehr stark ins Auge fallende Auftreibung der Nabelkante unterschiedene Untergattung *Otoceras* auf das oberste Perm und die tiefste Zone der Trias (Lager des *Otoceras Woodwardi* im Himalaya) beschränkt bleibt, besitzt *Hungarites* eine für mesozoische Ammoniten lange Lebensdauer. Er tritt im Muschelkalk in mehreren Arten auf, die in allen wesentlichen Merkmalen mit den permischen Repräsentanten des Genus übereinstimmen (*Hungarites Arthaberi* Diener, *H. Solimani* Toula, *H. proponticus* Toula) und reicht durch die Buchensteiner bis in die Wengener Schichten hinauf, in denen mindestens eine Art, *H. Elsae* Mojs., sicher zu dieser Gattung gehört.

Auf diese Merkmale, die eine Unterscheidung von *Hungarites* und den äußerlich sehr nahe stehenden Vertretern

---

[1] E. Kittl, Die Cephalopoden der oberen Werfener Schichten von Muć in Dalmatien. Abhandl. k. k. Geol. Reichsanst., XX. Bd., Heft 1, p. 27.

[2] E. Kittl, l. c., p. 72.

[3] G. v. Arthaber, Die Cephalopodenfauna der Reiflinger Kalke, Beiträge zur Geologie und Paläontologie Österreich-Ungarns etc., Bd. X, p. 103.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der Gruppe des *Ceratites rusticus* v. Hauer *(Halilucites)* aus dem bosnischen Muschelkalk gestatten, habe ich bereits früher hingewiesen. Es muß jedoch zugegeben werden, daß diese Merkmale nur für die typischen Vertreter beider Genera Geltung besitzen und sich bei einzelnen Formen derart verwischen, daß man über die Zurechnung zu *Hungarites* oder *Halilucites* im Zweifel bleiben mag. Wir sehen hier wieder einen Fall eigentümlicher Konvergenz vor uns. *Hungarites* und *Ceratites* stehen keinesfalls in einem Verhältnis direkter Deszendenz. Dennoch finden sich Übergangsformen zwischen beiden Gattungen, die eine Trennung sehr schwer machen. Es verschmelzen somit zwei Formengruppen, die von verschiedenen Ahnen abstammen und während der Zeit der unteren Trias getrennt blieben, im Muschelkalk miteinander.

Eine ganz abgesonderte Stellung unter den Ceratitiden des Muschelkalkes nimmt die merkwürdige Gattung *Proteites (Proteusites)* v. Hauer[1] ein. Eine weit umhüllende Schale mit stark aufgeblähten *Arcestes* ähnlichen inneren Kernen und egredierender Schlußwindung, ceratitische Loben in normaler Stellung, eine kurze Wohnkammer, Labien auf den Jugendwindungen, Radialfalten mit Nabelknoten auf der Wohnkammer und eine breit gerundete Externseite charakterisieren die Vertreter dieses Genus, an das sich die Gruppe des *Ceratites decrescens* v. Hauer[2] so nahe anschließt, daß sie von Philippi wohl mit Recht zu *Proteites*, nicht zu *Ceratites* gerechnet wird.

Eine untertriadische Ammonitengattung, auf die *Proteites* mit einiger Wahrscheinlichkeit zurückgeführt werden könnte, ist mir nicht bekannt. *Proptychites* oder die Gruppe des *Ceratites decipiens* Mojs. an die die globosen Jugendwindungen erinnern, kommen wegen der gänzlich abweichenden Skulptur nicht in Betracht. *Proteites* scheint unter den Ceratitoidea eine ebenso isolierte Stellung einzunehmen wie

---

[1] F. v. Hauer, Die Cephalopoden des bosnischen Muschelkalkes von Han Bulog, Denkschr. kais. Akad. d. Wiss., Bd. LIV, p. 27, ferner ibid. Bd. LIX, p. 267.

[2] F. v. Hauer, l. c., p. 24, Taf. V, Fig. 3.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Didymites unter den Tropitoidea. E. v. Mojsisovics[1] führt ihn unter den *Meekoceratidae* an. Ich glaube, daß er mindestens als Typus einer besonderen Unterfamilie anzusehen ist. Ebenso auffallend wie seine isolierte Stellung ist sein räumlich beschränktes Vorkommen. Außerhalb des bosnischen Muschelkalkes der Umgebung von Sarajevo, wo *Proteites* übrigens keineswegs häufig auftritt, ist noch kein Exemplar dieser Gattung gefunden worden.

Als die Nachkommen circumplicater Dinariten kann man eine Gruppe von Ceratitiden ansprechen, deren Skulptur durch das Auftreten von radialen Einschnürungen ausgezeichnet ist. E. v. Mojsisovics[2] hat im Jahre 1873 zwei Ammoniten aus dem weißen Crinoidenkalk (Unterer Muschelkalk) des Monte Cucco in Friaul als *Trachyceras cuccense* und *Trachyceras Taramellii* beschrieben. Im Jahre 1882 hat E. v. Mojsisovics beide Arten der Gattung *Dinarites* zugeteilt, jedoch mit dem ausdrücklichen Vorbehalt, daß die eigentümliche Skulptur und die Unkenntnis der Suturlinie die Berechtigung einer solchen Zuteilung als zweifelhaft erscheinen lasse. Im Jahre 1892 hat F. v. Hauer[3] zwei neue Arten aus dem bosnischen Muschelkalk von Han Bulog, die er als *Dinarites labiatus* und als *D. ornatus* beschrieb, in die Nähe von *Dinarites cuccensis* gestellt. Die zweite dieser bosnischen Spezies ist möglicherweise nur die Jugendform eines *Balatonites*. *Dinarites labiatus* aber steht ohne Zweifel den Formen von Monte Cucco sehr nahe und ist durch kräftige Einschnürungen des Gehäuses charakterisiert.

Ich habe die Formengruppe auch im Muschelkalk des Himalaya wiedergefunden. An der hierher gehörigen Art ließ sich die Suturlinie präparieren. Sie zeigt normale Stellung der Loben, zwei Lateralloben, aber keine Hilfsloben, da der Innenrand des zweiten Lateralsattels mit der Naht zusammenfällt.

---

[1] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke, l. c., VI 1, Supplementbd., p. 325.

[2] E. v. Mojsisovics, Über einige Triasversteinerungen aus den Südalpen, Jahrb. k. k. Geol. Reichsanst. 1873, p. 428.

[3] F. v. Hauer, Denkschr. kais. Akad. d. Wiss., Bd. LIX, mathem.-naturw. Kl., p. 259.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Ich habe für diese Gruppe, die schon ihrer Lobenstellung wegen mit *Dinarites* nicht länger vereinigt werden darf, aber auch von den verwandten Gattungen *Ceratites*, *Balatonites* und *Trachyceras* durch die vorwiegend aus Schalen-einschnürungen gebildete Skulptur erheblich abweicht, den Gattungsnamen *Cuccoceras* vorgeschlagen. Die Suturlinie ist bisher nur von einer einzigen Art *Cuccoceras Yoga* Diener (Himálayan Fossils, l. c., Vol. V, Pt. 2, Pl. III, Fig. 7; Pl. IX, Fig. 4) bekannt.

Eine Gattung, die die *Ceratitidae* in eigentümlicher Weise mit *Gymnites* zu verknüpfen scheint und deren weite Verbreitung erst in neuester Zeit von mir nachgewiesen wurde, ist *Japonites* Mojs.

Ursprünglich für den japanischen *Ceratites planiplicatus* v. Mojsisovics[1] aus Schichten von ladinischem Alter als subgenerische Bezeichnung aufgestellt, ist der Name *Japonites* von E. v. Mojsisovics im Jahre 1902 zum Range einer Gattungsbezeichnung erhoben worden. Ich schließe mich dieser Auffassung an, ohne in der Frage, ob *Japonites* eher den *Meekoceratinae* als den *Dinaritinae* zuzuteilen sei, ein Urteil abgeben zu wollen.

Eine vollständige Diagnose der Gattung *Japonites* habe ich in meiner Beschreibung der Cephalopoden des indischen Muschelkalkes (l. c., Vol. II, Pt. 2, p. 31) gegeben. Damals waren mir aus dem Muschelkalk des Himalaya zwei Arten als sicher zu *Japonites* gehörig bekannt, während eine dritte, *Japonites runcinatus* Oppel, ihrer systematischen Stellung nach unsicher blieb.[2] Spätere Beobachtungen an einem neuen

[1] E. v. Mojsisovics, Über einige japanische Triasfossilien. Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns etc., Bd. VII, 1888, p. 170, Taf. IV.

[2] *Ammonites runcinatus* Oppel (Paläontologische Mitteilungen, I, p. 290, Taf. 84, Fig. 2) ist auf ein schlecht erhaltenes Windungsbruchstück begründet. Die Suturlinie stimmt mit jener von *Japonites* überein. Frech (Lethaea mesozoica, I, 2. Lfg., Taf. 17) hat das Auftreten eines mächtig entwickelten Internsattels nachgewiesen und schließt die Form an *Flemingites* Waagen an. Seiner Meinung, daß *Flemingites* durch den Mangel deutlicher Auxiliarelemente charakterisiert sei, widerspricht Waagen's Lobenzeichnung von *Fl. trilobatus*. Daß *Japonites* nicht an *Ceratites* s. s., sondern an Meekoceratiden anzuschließen sei, hat schon E. v. Mojsisovics betont.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Material haben keine Änderung meiner Diagnose notwendig gemacht, wohl aber eine Vermehrung der Artenzahl von *Japonites* und den Nachweis des Auftretens dieser Gattung im europäischen Muschelkalk gebracht.

E. v. Mojsisovics[1] hat gezeigt, daß eine von mir als *Gymnites Ugra* Diener (Himálayan Fossils, l. c. Vol. II, Pt. 2, p. 112, Pl. XXX, Fig. 5) beschriebene Art aus dem Klippenkalk von Chitichun (Unterer Muschelkalk) im Bau der Suturlinie durch den Kontrast zwischen den stark entwickelten Hauptsätteln und den niedrigen Auxiliarzacken und durch die Abwesenheit eines herabhängenden Nahtlobus mit *Japonites* übereinstimmt und daher zu dieser Gattung gehört. Dieser Unterschied in der Suturlinie ist vor allem zu beachten. Er bietet ein Mittel, um *Japonites* von den äußerlich ähnlichen Gymniten mit niedrig entwickelter Lobenlinie zu trennen, deren Sättel das dolichophylle Stadium noch nicht überschritten haben.

Eine europäische Spezies, die unzweifelhaft mit *Japonites* vereinigt werden muß, hat F. v. Hauer[2] im Jahre 1896 als *Sibyllites planorbis* beschrieben. F. v. Hauer betont die morphologische Ähnlichkeit des ihm vorliegenden Stückes mit *Anagymnites acutus*, bemerkt jedoch mit vollem Recht, daß von einer Vereinigung mit den *Gymnitinae* infolge der großen Verschiedenheit der Lobenlinie abgesehen werden müsse. Ebensowenig jedoch als mit *Anagymnites* läßt sich F. v. Hauer's Spezies mit dem obertriadischen Genus *Sibyllites* Mojsisovics (Cephalopoden der Hallstätter Kalke, l. c. $VI/_2$, p. 314) vereinigen. Nicht nur sind die inneren Windungen von *Sibyllites* durch eine kräftige Skulptur ausgezeichnet, auch die Suturlinie von *S. Grohmanni* — der einzigen Art von *Sibyllites*, deren Loben bekannt sind — unterscheidet sich so auffallend von jener der bosnischen Art, daß von einer generischen Zusammengehörigkeit nicht die Rede sein kann. Anderseits stimmt die Suturlinie der letzteren Art sehr wohl mit jener typischer

[1] E. v. Mojsisovics, Die Cephalopoden der Hallstätter Kalke, l. c. $VI/_1$, Supplementbd. p. 323.

[2] F. v. Hauer, Denkschr. Kais. Akad. d. Wiss. LXIII, p. 271, Taf. XII, Fig. 1—8.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Japoniten überein. Die Hauptsättel sind dolichophyll, die Auxiliarelemente zu niedrigen Zacken reduziert. Auch aus der äußeren Gestalt läßt sich gegen die Vereinigung mit *Japonites* kein Einwand herleiten.

Zwei sehr bemerkenswerte Arten von *Japonites* sind kürzlich aus dem Muschelkalk von Boljevici in Montenegro durch A. Martelli[1] beschrieben worden. Beide unterscheiden sich von *Gymnites*, mit dem sie Martelli vereinigte, durch die scharfe Trennung der Auxiliarelemente von den Hauptsätteln und die brachyphylle Zerschlitzung der letzteren und schließen sich indischen Typen der Gattung *Japonites* sehr nahe an.[2]

Das Studium der indischen Japoniten hat mich sehr auffallende Beziehungen dieser Gattung zu einer Formengruppe von *Gymnites* kennen gelehrt, die von Hyatt als ein besonderes Subgenus, *Anagymnites* von *Gymnites* s. s. abgetrennt worden ist. Typus dieses Subgenus ist *Anagymnites Lamarcki* Oppel (Paläont. Mitteilungen I, p. 274, Taf. 75, Fig. 3) aus dem Muschelkalk von Spiti, dem sich eine bosnische Form, *A. acutus* v. Hauer (Denkschr. Kais. Akad. d. Wiss. LIX, p. 282, Taf. X, Fig. 6; XI, Fig. 2), nahe anschließt. Bezeichnend für *Anagymnites* ist der spitzbogenförmige Querschnitt mit scharf zulaufendem Externteil, so daß in der äußeren Erscheinung eine weitgehende Ähnlichkeit mit einigen Arten von *Japonites* (*J. Sugriva* Diener, *J. Chandra* Diener) entsteht. Die Lobenlinie von *Anagymnites acutus* ist allerdings insoferne übereinstimmend mit *Gymnites* und abweichend von *Japonites* gebaut, als die Auxiliarelemente mit dem zweiten Lateralsattel verknüpft und schräge zur Naht geneigt sind. Aber anderseits gibt sich doch eine auffallende Annäherung an *Japonites* in der dolichophyllen Zerschlitzung und dem Mangel jeder Verästelung der Sättel sowie in dem Auftreten eines stark vorspringenden inneren Blattes an dem zweiten Lateralsattel kund. Die Vorstellung, daß aus der Suturlinie von *Japonites* durch Verkürzung der Innenseite des zweiten Lateralsattels die Suturlinie von *Anagymnites* sich entwickelt

[1] A. Martelli, Cefalopodi triasici di Boljevici presso Vir nel Montenegro. Palaeontographia Italica, X, 1904, p. 112, 113.

[2] Vergl. mein Referat im Neuen Jahrb. f. Mineral. etc. 1905, II, p. 140.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

habe, dürfte kaum Schwierigkeiten begegnen. Unter solchen Umständen kann die Frage, ob zwischen *Anagymnites* und *Japonites* lediglich Konvergenz oder doch eine nähere phyletische Beziehung bestehe, nicht kurzer Hand entschieden werden. Daß *Anagymnites* mit *Gymnites* in engem Verwandtschaftsverhältnis steht, kann nicht bezweifelt werden. Während bei *A. Lamarcki* und *A. acutus* die Loben sich noch im dolichophyllen Entwicklungsstadium befinden, ist bei einer dritten indischen Art, *Anagymnites Torrensii* Diener (Himálayan Fossils, l. c. Vol. V, Pt. 2, Pl. XV, Fig. 2), dieses Stadium bereits überschritten. Aus den Sattelzacken haben sich bereits zahlreiche Blätter abgespalten, wenngleich noch keine bis auf die Sattelstämme reichende Verästelung wie bei den typischen Gymniten des Muschelkalkes vorhanden ist, und die durch tiefe Einschnitte wohl individualisierten Auxiliarsättel sind mit dem zweiten Lateralsattel, an dem ein inneres Sattelblatt allerdings noch angedeutet erscheint, zu einem langen Suspensivlobus verschmolzen.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sowohl *Japonites* als *Anagymnites* aus einer an *Xenaspis* erinnernden Form der *Meekoceratinae* hervorgegangen sind, in den *Meekoceratinae* daher die Wurzeln trachyostraker und leiostraker Ammonitenstämme zusammenlaufen.

Mit *Japonites* in enger Beziehung steht noch eine Gattung des indischen Muschelkalkes, für die ich den Namen *Bukowskiites* vorgeschlagen habe. Sie ist nur durch eine einzige Art, *B. Colvini* Diener (Himálayan Fossils, Vol. V, Pt. 2, Pl. XVII, Fig. 4) vertreten. Sie unterscheidet sich von *Japonites* nur durch das Auftreten einer tiefen medianen Rinne, die aber nicht von Externkielen begleitet wird. *Bukowskiites* erinnert dadurch in seiner äußeren Erscheinung auffallend an die obertriadische Gattung *Ectolcites* Mojs., aber die Suturlinie stimmt mit jener von *Japonites* überein. Insbesondere ist die hohe Stellung des zweiten Laterallobus und die Tiefe des ersten Auxiliarlobus charakteristisch, wie sie in gleicher Weise bei *Japonites Sugriva* Diener wiederkehrt.

Es erübrigt noch die Besprechung jener Ceratitiden des Muschelkalkes, die E. v. Mojsisovics als Nachkommen der

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

untertriadischen Gattung *Tirolites* betrachtet, nämlich *Balatonites* und *Judicarites*, und der bereits im Muschelkalk auftretenden Untergattungen von *Trachyceras*: *Protrachyceras* und *Anolcites*.

Unsere Kenntnis der Gattung *Balatonites* s. s. (Gruppe der *Balatonites gemmati*) hat durch die Bearbeitung eines sehr reichen und vorzüglich erhaltenen Materials aus dem Muschelkalk von Großreifling durch G. v. Arthaber eine wesentliche Bereicherung erfahren. Auch über die Ontogenie der Gattung sind wir durch die sorgfältigen Untersuchungen an *Balatonites* sp. ind.[1] genauer als bisher unterrichtet. Wie G. v. Arthaber gezeigt hat, beginnt bei einer Windungshöhe von mehr als 2 *mm* die Skulptur sich zunächst durch das Auftreten von Einschnürungen in der Marginalregion herauszubilden. Zwischen diesen Einschnürungen entstehen marginale Anschwellungen, zu denen sich später Umbilikalknoten und Rippen gesellen, während die Marginalskulptur wieder verschwindet und erst in vorgeschrittenen Wachstumsstadien neuerdings erscheint. Es lassen sich also in der Entwicklung der Skulptur zwei Phasen deutlich unterscheiden, eine erste, in der die Skulptur mit marginalen Anschwellungen beginnt, und eine zweite, in der die Beknotung von innen gegen außen fortschreitet, zunächst mit Umbilikalknoten anhebt, dann allmählich zur Bildung von Lateral- und Marginalknoten führt. Die erste Phase erinnert an *Tirolites*, die zweite hingegen weicht von einer normalen Fortbildung der Tirolitenskulptur erheblich ab.

Balatonites scheint nach dem gegenwärtigen Stande unserer Erfahrungen auf die mediterrane Provinz beschränkt zu sein, während das Vorkommen von *Tirolites* als sehr große Seltenheit in der unteren Trias des Himalaya von A. v. Krafft[2] nachgewiesen wurde. Das von Waagen[3] als *Balatonites punjabiensis* aus dem oberen Ceratitenkalk der Salt Range

[1] G. v. Arthaber, Die Cephalopodenfauna der Reiflinger Kalke. Beiträge zur Geol. und Paläont. Österreich-Ungarns etc. X, p. 198, Taf. XXVI, Fig. 7, 8.

[2] A. v. Krafft, General Report Geol. Survey of India for 1898/99, p. 14. Ich habe durch persönliche Untersuchung des Stückes mich von der Richtigkeit der Bestimmung überzeugen können.

[3] W. Waagen, Ceratite Formation, l. c. p. 64, Pl. XXIV, Fig. 5.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

beschriebene Ammonitenbruchstück ist ein seiner systematischen Stellung nach unbestimmbarer Rest eines evoluten Ceratitiden mit Sichelrippen und Marginalknoten.

Eine der räumlich beschränktesten Ceratitidengattungen ist *Judicarites* (Gruppe der *Balatonites arietiformes* Mojs.). Während sie im Muschelkalk von Prezzo zu den Leitformen zählt, ist sie außerhalb des judicarischen Triasgebietes kaum jemals angetroffen worden. Nur A. Martelli[1] hat sie kürzlich aus bunten Mergeln im Zermnicatal (südliches Montenegro) erwähnt, die von ihm irrtümlicherweise mit Wengener Schichten parallelisiert werden.

Die von *Balatonites* derivierte Gattung *Trachyceras* ist im Muschelkalk durch die beiden Subgenera *Anolcites* und *Protrachyceras* vertreten. Das Vorkommen von *Anolcites* im Muschelkalk der Schiechlinghöhe, von Großreifling und aus der Umgebung von Innsbruck war bereits aus den Arbeiten von E. v. Mojsisovics seit längerer Zeit bekannt. Das Auftreten eines echten *Protrachyceras* im Reiflinger Kalk von Hajmáskér (Bakony) habe ich im Jahre 1900 nachgewiesen.[2] Ich halte es aber keineswegs für ausgeschlossen, daß auch der durch das vollständige Fehlen eines Externkiels und das Auftreten einer Rinne zwischen den mächtig entwickelten Marginaldornen ausgezeichnete *Ceratites ecarinatus* F. v. Hauer[3] aus dem bosnischen Muschelkalk besser zu *Protrachyceras* zu stellen sei. Da anderseits *Ceratites ecarinatus*, wie F. v. Hauer betont und wie mir aus seinen Abbildungen in unzweifelhafter Weise hervorzugehen scheint, durch Übergänge mit der gekielten Gruppe der *Ceratites bosnensis* verbunden ist, die wohl zu den *Nodosi* gezählt werden muß, so würde auch *Protrachyceras* sich als ein polyphyletisches Subgenus darstellen, das auf der einen Seite Beziehungen zu *Balatonites*, auf der anderen zu *Ceratites* aufweist.

---

[1] A. Martelli, Il livello di Wengen nel Montenegro meridionale, Boll. Soc. geol. Ital. 1904, XXIII, p. 323, ff.

[2] C. Diener, Neue Beobachtungen über Muschelkalk-Cephalopoden des südlichen Bakony, l. c. p. 11, Taf. II, Fig. 2.

[3] F. v. Hauer, Denkschr. Kais. Akad. d. Wiss. LXIII, 1896, p. 257, Taf. VIII, Fig. 7—10.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Ceratitiden des Muschelkalkes umfassen sonach die folgenden Gattungen:

Ceratites de Haan (mit elf Untergattungen).
Beyrichites Waagen (mit der Untergattung *Nicomedites* Toula).
Stacheites Kittl.
Dalmatites Kittl.
Proavites v. Arthaber.
Hungarites v. Mojs.
Proteites v. Hauer.
Cuccoceras Diener.
Japonites v. Mojs.
Bukowskiites Diener.
Balatonites v. Mojs.
Judicarites v. Mojs.
Trachyceras Laube, beziehungsweise die beiden Subgenera *Anolcites* Mojs. und *Protrachyceras* Mojs.

Alle diese Gattungen bilden eine genetisch innig verknüpfte Familiengemeinschaft, in der jedoch mehrere nebeneinander sich entwickelnde Stämme unterschieden werden können. Nicht nur die Familie der *Ceratitidae* ist polyphyletisch, auch unter den einzelnen Gattungen können wir manche mit voller Sicherheit als polyphyletisch bezeichnen. In der Gattung *Ceratites* können wir mindestens drei nebeneinander laufende Stämme festhalten. Eine Reihe von Formen schließt sich an *Dinarites* an. Hierher gehört vor allem die sibirische Abteilung von *Keyserlingites*, vielleicht auch *Ceratites* s. s. mit seinen Verwandten *(Halilucites, Gymnotoceras)*. Auf *Meekoceras* (im weiteren Sinne) zurückführen lassen sich *Danubites* und *Florianites*, vielleicht auch *Hollandites* und *Peripleurocyclus*. Dabei ist zu bemerken, daß *Meekoceras* und *Dinarites* selbst wahrscheinlich auf eine gemeinsame, glattschalige Grundform zurückgehen. Vollständig abweichend sind dagegen die Formen, die den Ausgangspunkt der indischen Gruppe des *Keyserlingites Dieneri (Durgaites)* gebildet haben. Ammoniten, die den inneren Kernen der letzteren Art im ausgewachsenen Zustande entsprechen würden, sind bisher noch nicht gefunden worden. Es müßten Typen sein,

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

die sich äußerlich *Sibirites* nähern, aber eine kurze Wohnkammer besitzen.

Man mag es bedauern und als ein unerfreuliches Resultat dieser Untersuchungen empfinden, daß dieselben nicht zur Aufstellung monophyletischer Gattungen geführt haben. Ich kann an der Tatsache, daß so viele unserer Ammonitengenera polyphyletisch sind und, der Lückenhaftigkeit unseres Materiales entsprechend, polyphyletisch bleiben werden, keinen Anstoß nehmen. Man muß sich nur über die Tatsache selbst klar werden und sich nicht der Täuschung hingeben, als ob monophyletische Gattungen in unserer Systematik überhaupt die Regel wären. Man braucht nur an den Streit über die diphyletische Abstammung von *Equus* zu denken, um darüber in Zweifel zu geraten, ob selbst die Fassung eines uns so wohl bekannten Genus, dessen typischen Vertreter wir tagtäglich vor Augen sehen, den Forderungen der Deszendenztheoretiker Rechnung trägt. Um so weniger scheint Grund vorhanden, den so häufig in die Irre führenden phylogenetischen Spekulationen auf die Systematik der Ammoniten einen maßgebenden Einfluß einzuräumen.